

SZEGEDI TUDOMÁNYEGYETEM, TERMÉSZETTUDOMÁNYI ÉS INFORMATIKA KAR  
KÖRNYEZETTUDOMÁNYI DOKTORI ISKOLA, ÖKOLÓGIAI TANSZÉK

**Territoriális *Formica* fajok fészekomplexumainak szerveződése  
és közösségsszervező hatása**

Doktori (PhD.) értekezés

BENEDEK KLÁRA

**Témavezető:** Prof. Dr. Gallé László, Szegedi Tudományegyetem  
**Külső konzulens:** dr. Markó Bálint, Babeş-Bolyai Tudományegyetem

Szeged, 2012

Munkámat nagyapám, *Olosz Egon* emlékének ajánlom.

## Tartalomjegyzék

1. Bevezető .....	5
1.1. Agresszivitás és fészektárs felismerés a hangyáknál .....	7
1.2. A kompetíció és a domináns hangyafajok szerepe a hangyaközösség szerveződésében .....	11
1.3. A célkitűzések .....	15
2. Anyag és módszer .....	17
2.1. A vizsgált fajok .....	17
2.2. Vizsgálati helyszín .....	19
2.3. Az alkalmazott módszerek .....	28
2.3.1. Térképezés .....	28
2.3.2. Agresszivitás tesztek .....	28
2.3.3. Csalátkezés és csalétek nélküli arénákban végzett megfigyelések .....	30
3. Eredmények .....	34
3.1. Fordított 'dear enemy' jelenség a <i>Formica pratensis</i> Kolozsvári Szénafüveken élő populációjánál és szuperkolónia a Hója erdő tisztásán .....	34
3.2. Gyenge intraspecifikus agresszivitás <i>Formica exsecta</i> Nyl. (Hymenoptera: Formicidae) szuperkolóniák között .....	42
3.3. Intenzív dominancia a Kolozsvár környéki <i>Formica pratensis</i> fészekomplexumok hangyaközösségeiben .....	49
3.4. A <i>Formica exsecta</i> polidómuszos kolóniáinak hatása a hangyaközösségre .....	60
4. Diskusszió .....	71
4.1. Az agresszivitási szint változásai a <i>Formica pratensis</i> és <i>Formica exsecta</i> hangyafajoknál .....	71
4.2. Territoriális <i>Formica</i> fajok hatása a hangyaközösségre .....	74
5. Köszönetnyilvánítás .....	77
6. Irodalomjegyzék .....	78
Összefoglaló .....	94
Summary .....	99

## **A dolgozatban használt rövidítések jegyzéke:**

Campaet – *Camponotus aethiops*

Focu – *Formica cunicularia*

Foex – *Formica exsecta*

Fopra – *Formica pratensis*

Fosa – *Formica sanguinea*

Laali – *Lasius alienus*

Lani – *Lasius niger*

Lasi – *Lasius sp.*

Myr – *Myrmica sp.*

Servif – *Formica (Serviformica) sp.*

Tapi – *Tapinoma sp.*

Tetra – *Tetramorium sp.*

## 1. Bevezető

A hangyák társadalmának szociális felépítése korántsem egységes. A sokféleség elsődleges forrása a kolóniában élő királynők száma (Bourke és Franks 1995). Sok fajnak egyetlen királynője van, de számos sok királynős fajt is ismerünk. Egy hangyacsalád élhet egy fészekben – ilyenkor egyfészkes vagy monodómuszos kolóniáról beszélünk. Ugyanakkor több mint száz faj esetében előfordul obligált, de nagyon sokszor fakultatív formában a polidómuszos, másnéven sokfészkes kolóniák vagy szuperkolóniák, kialakulása (Debout és *mtsai*. 2007). Ilyenkor egy hangyacsalád több fészekben él, ezek a fészkek a kolónián belül társadalmi és kooperatív egységet képeznek, valamint egymással szoros kapcsolatban vannak (Crozier és Pamilo 1996, Chapuisat és *mtsai*. 2004, Debout és *mtsai*. 2007, Holzer és *mtsai*. 2009, Markó és *mtsai* 2012). Az azonos sokfészkes kolónia, különböző fészkeiből származó dolgozók között egyáltalán nem, vagy csak nagyon ritkán fordulnak elő agresszív interakciók (Chapuisat és *mtsai*. 2004, Holzer és *mtsai*. 2006, Kümmerli és Keller 2007, Martin és *mtsai*. 2009, Kiss és Kóbori 2010, 2011). A sokfészkes kolóniák kialakulása és terjedése általában egy királynő és egy kisebb dolgozócsoporthoz anyafészektől való különválását és új fészkek alapítását jelentő fészkebimbózással történik (Higashi 1976, Stuart 1985, Debout és *mtsai*. 2007, Buczkowski és Bennet 2009). Sokszor a stabil táplálékforrásként szolgáló levéltetű kolóniáknál kialakított örposztok szolgálnak a kialakuló új fészkek kiindulási alapjául (Pisarski 1982a, Csata és *mtsai*. 2012).

A polidómuszos kolóniák mind a mono-, mind a poligín fajoknál előfordulhatnak (Bourke és Franks 1995, Debout és *mtsai*. 2007), kialakulásuk hátterében sokféle tényező állhat. Az egyik ilyen tényező, a nőtények diszperziójának korlátozott lehetősége (Debout és *mtsai*. 2007), amikor is az önálló kolóniaalapítás költségei valamilyen okból túl nagyok. Ilyenkor a fiatal királynők inkább helyben maradnak és a terjedés fészkebimbózással valósul meg. Poligín fajok esetében a királynők közti konfliktust csökkentheti, ha minden királynő külön fészekben él (Rosengren és Pamilo 1983, Debout és *mtsai*. 2007). A sokfészkes rendszer a túlélés esélyét is fokozza: egy fészkek elpusztulása még nem jelenti az egész kolónia kihalását (Debout és *mtsai*. 2007), ugyanakkor a források hasznosítása is egyértelműen hatékonyabb.

A jelenség nagyon elterjedt az invazív hangyafajok között (Ross és *mtsai*. 1999, Tartally 2000, Suarez és *mtsai*. 2002, Tsutsui és Suarez 2003, Le Breton és *mtsai*. 2004, Buczkowski és Bennet 2009, Thomas és *mtsai*. 2007, Wilgenburg 2007, Nagy és *mtsai*. 2009,

Thomas és mtsai. 2010), de számos őshonos, agresszív területtartó *Formica* faj esetében is leírtak sokfészkes kolóniákat (Higashi 1976, Beye és mtsai. 1997, Beye és mtsai. 1998, Pirk és mtsai. 2001, Chapuisat és mtsai. 2004, Sorvari és Hakkarainen 2004, Elias és mtsai. 2005, Holzer és mtsai. 2006, Katzerke és mtsai. 2006, Debout és mtsai. 2007, Kümmerli és Keller 2007, Holzer és mtsai. 2009, Erős és mtsai. 2009, Kiss és Kóbori 2010, 2011, Csata és mtsai. 2012, Markó és mtsai. 2012).

A területtartó hangyafajok a kolónia környékét és a hozzá tartozó territóriumot védelmezik a betolakodókkal szemben, így a nem ugyanazon kolóniában élő fajtársakkal szemben is általában agresszíven lépnek fel. Az egyfészkes kolóniák egyedei általában igen agresszívan viszonyulnak a riválisokhoz (Pisarski 1982b, Mabelis 1979), sokfészkes rendszerben azonban sokszor több száz méteres távolságra elhelyezkedő kolóniák is toleránsan viselkedhetnek egymással (Chapuisat és mtsai. 2004, Kiss és Kóbori 2011).

Természetesen az agresszív hangyafajok kompetíciós fölényük miatt, nem csak a saját fajtársaikra gyakorolnak hatást, de fontos szervezői a területükön élő hangyaközösségnek is. Territóriumukon további agresszív fajok megtelepedésének a valószínűsége kicsiny, ott főként a kompetíciós rangsorban alul elhelyezkedő fajok jelenhetnek meg, amelyek nem jelentenek konkurenciát a területet uraló faj számára (Pisarski 1982b, Savolainen és mtsai 1989). Ha egy agresszív hangyafaj akkora egyedszámmal van jelen a közösségben, ahogy az egy sokfészkes kolónia esetében történik, különösen erősen nyomhatja rá a bélyegét az együtt élő hangyaközösségre.

## 1.1. Agresszivitás és fészektárs-felismerés a hangyáknál

A társas rovarok világában, ahol egy kolóniát akár több millió egyed is alkothat a kolónia sikerességének, esetleg fennmaradásának a kulcsa a fejlett kommunikációs képesség (Leonhardt és *mtsai.* 2007, Moore és Liebig 2010, Bos és d'Ettorre 2012). Különösen fontos a kolónia egység megőrzésének és a betolakodók kizárásának érdekében a társak megkülönböztetése (Singer 1998, Vander Meer és Morel 1998, Thomas és *mtsai.* 1999, Liang és Silvermann 2000, Sorvari és *mtsai.* 2008, Nehring és *mtsai.* 2011). Habár a szociális rovarok esetében a kommunikáció történhet vizuális (Billen 2006), esetleg akusztikus (Röhrig és *mtsai.* 1998, Cummings és *mtsai.* 1999, Virant-Doberlet és Cokl 2004, Billen 2006) jelek segítségével is, a legnagyobb szerepe a kémiai ingereknek van (Wilson 1965, Gamboa és *mtsai.* 1986, Billen és Morgan 1998, Wyatt 2003, Gamboa és *mtsai.* 2004, Wyatt 2005, Billen 2006, Martin és Drijfhout 2009a). Már a huszadik század elején megjelent a szakirodalomban egy speciális fészekszag létezésének és szerepének feltételezése (Fielde 1901, 1904, 1905). Ezen jegyek fontossága logikus, hiszen a föld alatt, fény hiányában más, a társak elkülönítésére szolgáló jellegek nem állnak rendelkezésre és ez a tulajdonság megfelelő variabilitást mutathat a különböző fészkekből származó egyedek elkülönítésre.

Ma már bizonyított, hogy a társak megkülönböztetésére szolgáló fő kulcsingereket a társas rovaroknál a kutikula felszínén található szénhidrátok jelentik (Dahbi és Lenoir 1998, Singer 1998, Lahav és *mtsai.* 1999, Kaib és *mtsai.* 2000, Dani és *mtsai.* 2005, Hefetz 2007, Howard és Blomquist 2005, Brandstaetter és *mtsai.* 2008, Martin és *mtsai.* 2008b, Sorvari és *mtsai.* 2008, Martin és Drijfhout 2009a, Martin és Drijfhout 2009b, d'Ettorre és Lenoir 2010, Bos és d'Ettorre 2012, Gill és *mtsai.* 2012). A kutikuláris szénhidrátok nagy részét a legtöbb rovarfajnál hosszú szénláncú normál alkánok teszik ki, ugyanakkor az összetevők közt más komplex szénhidrát típusok is vannak (Howard és Blomquist 2005, Martin és *mtsai.* 2008, Martin és Drijfhout 2009b). Összetétele részben örökletes, így faj illetve populáció specifikus (Vander Meer és Morel 1998, Gamboa 2004, Dani és *mtsai.* 2005, Sorvari és *mtsai.* 2008, Martin és Drijfhout 2009b), részben függ olyan környezeti tényezőktől, mint a fészeképítéshez használt anyagok (Heinze és *mtsai.* 1996) vagy éppen az elfogyasztott táplálék (Mabelis 1979, Liang és Silvermann 2000, Dani és *mtsai.* 2005, Grover és *mtsai.* 2007, Gordon 2010). Az első hangyától származó kutikuláris szénhidrát-profil – az angol elnevezés után rövidítve CHC-profil – részleges kémiai összetétele 1970-ben (Martin és MacConell 1970) látott napvilágot.

Több munka is arra utal, hogy a különböző összetevők változatos célokat szolgálnak és a fészektársak felismeréséért is csak bizonyos összetevők és nem az összes komponens együttesen felelős (Kaib és mtsai. 2000, Chaline és mtsai. 2005, Dani és mtsai. 2005, Monnin 2006, Martin és Drijfhout 2009b). Így például a normál alkánok összetételben a különböző funkciót ellátó dolgozók közt találtak nagy különbségeket több fajnál (Kaib és mtsai. 2000, Wagner és mtsai 2001), köztük a *Formica exsecta*-nál és *Formica pratensis*-nél is (Martin és Drijfhout 2009a).

Habár a CHC-profil kémiai összetételének fészektársak elkülönítésében játszott szerepét a természeteken (Florane és mtsai. 2004, Howard és Blomquist 2005), méheken (Breed Lorenzi és mtsai. 2004, Howard és Blomquist 2005), szociális darazsakon (Gamboa 2004) és hangyákon (Lahav és mtsai. 1999, Thomas és mtsai. 1999, Akino és mtsai. 2004, Howard és Blomquist 2005, Ozaki és mtsai 2005, Leonhardt és mtsai. 2007, Torres és mtsai. 2007, Brandstaetter és mtsai. 2008, Martin és mtsai. 2008b, Brandt és mtsai. 2009, Moore és Liebig 2010) egyaránt igazolták, jelenleg csak kevés fajnál van bizonyíték arra, hogy pontosan melyek azok a komponensek, amelyek ezért felelősek. A *Macrotermes subhyalinus* természetfajon kimutatták a telítetlen szénhidrogén összetevők fontosságát a fészektársak elkülönítésében (Kaib és mtsai. 2004). Méheknél (Chaline és mtsai. 2005, Dani és mtsai. 2005) és a *Formica exsecta* hangyafajnál (Martin és mtsai. 2008b, Martin és Drijfhout 2009b) bizonyított, hogy a fészektársak elkülönítése leginkább a (Z)-9 alkének összetétele alapján történik.

Kimutatták, hogy ha egy szociális rovar idegen fészekszagú egyeddel találkozik, agresszívan reagál (Vander Meer és Morel 1998, Ozaki és mtsai. 2005, Martin és mtsai. 2012). A nem fészektárs egyedekkel szembeni agresszív magatartás erősségét több tényező is befolyásolhatja. Ilyen irányú közlemények nagy számban jelentek meg az utóbbi 30 évben (Pisarski 1982c, Beye és mtsai. 1997, 1998, Pirk és mtsai. 2001, Suarez és mtsai. 2002, Sanada-Morimura és mtsai. 2003, Chapuisat és mtsai. 2004, Kaib és mtsai 2004, Foitzik és mtsai. 2006, Holzer és mtsai. 2006, Katzerke és mtsai 2006, Boulay és mtsai. 2007, Rosset és mtsai. 2007, van Wilgenburg 2007, Martin és mtsai. 2008a, Sorvari és mtsai. 2008, Thurin és Aron 2008, Martin és mtsai. 2009, Dimarco és mtsai. 2010, Kiss és Kóbori 2011, Martin és mtsai. 2012).

Kézenfekvő megközelítés tehát a CHC-profilban rejlő különbségek és az egyedek közötti agresszivitási szint összefüggésének vizsgálata fajok között illetve fajon belül is. Kaib és munkatársai (2004) a *Macrotermes subhyalinus* természetfajnál pozitív korrelációt találtak a



kutikuláris szénhidrát profilban mutatkozó különbségek és az agresszivitás szint között. Martin és munkatársai a *Formica exsecta* hangyafajnál mutatták ki az egyedek „kémiai távolsága” és az agresszivitás szint közti összefüggést (Martin és mtsai. 2008a, 2009, 2012). Hasonló következtetésre jutottak Foitzik és munkatársai (2006) a *Temnothorax unifasciatus* hangyafajjal kapcsolatban.

Mivel a fészektárs azonosítási jegyek kisebb vagy nagyobb mértékben genetikai tényezőktől függenek, több fajon is találtak összefüggést az agresszivitás szint és a genetikai távolság között (Beye és mtsai. 1997, Holzer és mtsai. 2006, Thurin és Aron 2008) többek közt *Formica pratensis* hangyafajon is (Beye és mtsai. 1998, Pirk és mtsai. 2001). Ellenben *Formica exsecta* esetében két különböző kutatás sem tudott kapcsolatot találni a genetikai távolság és az agresszivitás szint között (Kutzerke és mtsai. 2006, Martin és mtsai. 2012).

Számos vizsgálat született arra nézve, hogy vajon a kolóniák szociális szerveződése mennyiben befolyásolja a különböző hangyafajok riválisokkal szembeni agresszivitási szintjét (Pisarski 1982c, Suarez és mtsai. 2002, Pirk és mtsai. 2001, Chapuisat és mtsai. 2004, Sorvari és mtsai. 2008, Martin és mtsai. 2009). Számos őshonos hangyafaj polidómuszos kolóniájánál a fészektársak idegen egyedektől való elkülönítése nem olyan pontos és ezzel társultan a különböző fészkekből származó egyedek közötti agresszív interakciók előfordulása is nagyon alacsony (Brown és mtsai. 2003, Chapuisat és mtsai. 2004, Holzer és mtsai. 2006, Kutzerke és mtsai. 2006, Kümmerli és Keller 2007, Martin és mtsai. 2009, Holzer és mtsai. 2009).

E kérdéskör egy másik, lényeges komponense a földrajzi távolság és a kialakuló konfliktusok erősségének viszonya (Beye és mtsai. 1998, Thomas és mtsai. 1999, Heinze és mtsai. 1996, Pirk és mtsai. 2001, Sanada-Morimura és mtsai. 2003, Kutzerke és mtsai. 2006, Boulay és mtsai. 2007, van Wilgenburg 2007, Dimarco és mtsai. 2010). Számos faj a területtartás és az agresszív magatartás okozta költségeket a szomszédok elkerülésével csökkentti. Ilyenkor a közeli fészkek dolgozói jobban kerülnek a közeli szomszédokkal való összetűzéseket, mint a távolabbiakkal (Heinze és mtsai. 1996, Thomas és mtsai. 1999, Langen és mtsai. 2000, Dimarco és mtsai. 2010). Az angol nevén 'dear enemy' jelenséget a *Formica pratensis* hangyafaj egy svéd populációjánál is megfigyelték (Beye és mtsai. 1998, Pirk és mtsai. 2001). Sok fajnál azonban a közeli szomszédok agresszívbak egymással, mint az egymástól távolabb elhelyezkedő fészkek fajtársai (Gordon 1989, Sanada-Morimura és mtsai. 2003, van Wilgenburg 2007, Gordon 2010). Ennek az egyik magyarázata az lehet, hogy ezek a dolgozók „megismerik” a szomszédokat és találkozáskor agresszívbak fognak reagálni, mint az olyan konfliktusok alkalmával, amikor az ellenfél ismeretlen (Sanada-Morimura és

*mtsai*. 2003, van Wilgenburg 2007). Gill és munkatársai (2012) szövő hangyákon (*Oecophylla* sp.) bizonyították az előzetes találkozások fontosságát az agresszív interakciók kialakulásában.

## 1.2. A kompetíció és a domináns hangyafajok szerepe a hangyaközösség szerveződésében

Edward O. Wilson meglátása szerint a szociális rovarok versenytársai elsősorban más szociális rovarok (Wilson 1971 in Vepsäläinen és Pisarski 1982). Hogy ebben a versenyben ki mennyire tud sikeres lenni az elsősorban a kolónia méretétől és kommunikációjának – elsősorban a fészektársak mozgósításának hatékonyságától függ (Vepsäläinen és Pisarski 1982).

A hangyáknál kétféle a fajok közötti hierarchián alapuló rangsort is leírtak (Parr és Gibb 2010). Wilson a csalétkeken tapasztalt kompetíciós viszonyok alapján (Hölldobler és Wilson 1990, Davidson 1998) három kategóriát különít el:

1. opportunist (*opportunist*) fajok – nagyon hamar képesek megtalálni a táplálékforrást, de nagyon félénkek az agresszív fajokkal szemben;
2. eltávolító (*extirpator*) fajok – lassabban fedezik fel a forrásokat, de harcolnak azok megtartásáért;
3. belopódzó (*insinuator*) fajok – úgy kerülnek a források közelébe, hogy az erősebb faj nem szerez tudomást erről.

Ugyanakkor szélesebb körben elterjedt Vepsäläinen és Pisarski territoriális viselkedésen alapuló kompetíciós rangsora (Vepsäläinen és Pisarski 1982, Savolainen és Vepsäläinen 1988, Savolainen és Vepsäläinen 1988, 1989, Savolainen és *mtsai*. 1989, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Markó és Czechowski 2004, Czechowski és Markó 2005, Parr és Gibb 2010, Vänäänen és *mtsai*. 2010), amely szintén három kategóriát különít el. Ezek a legalacsonyabb rendűtől kiindulva a következők:

- (1) szubmisszív fajok: nem agresszívak, nem tartanak fenn territóriumot, csak a fészkeket védelmezik a táplálékforrásokat nem;
- (2) agresszív (*encounter*) fajok: nem tartanak fenn territóriumot, de a fészkeket és a táplálékforrást védik;
- (3) territoriális fajok: agresszívan védelmezik a táplálkozási területüket is.

A Kárpát-medencében is előforduló fajok közül, a kompetíciós hierarchia alapján a szubmisszív fajok közé sorolják többek között a más hangyafajok rabszolgájaként ismert *Serviformica* alnemzetség tagjait, a *Myrmica* fajokat vagy éppen a *Leptothorax* és *Temnothorax* fajokat (Vepsäläinen és Pisarski 1982, Savolainen és *mtsai*. 1989, Markó 2005, Parr és Gibb 2010). Az agresszív fajok között tartják számon többek között a *Lasius niger*-t

vagy a *Tetramorium caespitum*-ot (Vepsäläinen és Pisarski 1982, Markó 2005, Parr és Gibb 2010). A hierarchia csúcsára kerültek a hazai fajok közül a *Formica rufa* csoport tagjai, a *Formica sanguinea*, de a *Formica exsecta* is (Vepsäläinen és Pisarski 1982, Savolainen és mtsai. 1989, Parr és Gibb 2010).

A rangsorok természetesen dinamikusak, a kategóriák nem határolhatóak el élesen egymástól (Gallé 2000, Sanders és Gordon 2003, Gordon 2010, Parr és Gibb 2010). Több olyan faj is van, amely átmeneti stratégiával jellemezhető vagy a három felsorolt stratégia közül igazán egyikbe sem illeszkedik bele (Gallé 2000). Egy hangyafaj különböző környezetben eltérő stratégiát követhet: a *Myrmica ruginodis* agresszív faj hiányában domináns szerepet tölt be, míg egy erősebb kompetitor jelenlétében alárendelt helyzetben van (Kiss és Markó 2003, Markó 2005). A parazitáltság is befolyásolhatja a hangyák helyét a rangsorban (Morrison 1999, LeBrun 2005, Adler és mtsai. 2007, LeBrun és Feener 2007, Parr és Gibb 2010). Az egyes fajok kolóniájának a mérete is hatással lehet a kompetíció kimenetelére: sok fajnál, ahol a nagy kolóniák territoriális viselkedést mutatnak, a kisméretűek szubmisszívek (Vepsäläinen és Pisarski 1982, Savolainen és Vepsäläinen 1989, Punttila és mtsai 1996, Vepsäläinen és mtsai. 2000, Palmer és mtsai. 2004, Sagata és Lester 2009, Gordon 2010).

A hangyaközösség szerveződésben a territoriális fajok populációinak fontos szerepe van (Vepsäläinen és Pisarski 1982, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Andersen 1992, Punttila és mtsai. 1994, Reznikova 1999, Sorvari és Hakkarainen 2004, Markó 2005, Czechowski és Markó 2006, Parr 2008, Lessard és mtsai. 2009, Vänäänen és mtsai. 2010, Markó és Czechowski 2012), sőt ragadozó működésük kapcsán releváns hatást gyakorolnak a teljes gerinctelen közösségre (Brüning 1991, Hawes és mtsai. 2002, Reznikova és Dorosheva 2004, Punttila és mtsai. 2004, Sorvari 2009). Egy territoriális faj jelenléte rendszerint kizárja más hasonló fajok megtelepedését (Vepsäläinen és Pisarski 1982, Savolainen és mtsai. 1989, Punttila és mtsai. 1996, Vänäänen és mtsai. 2010) valamint sok szempontból gátolja és befolyásolja a szubmisszív fajok tevékenységét (Savolainen és mtsai. 1989, Savolainen 1990, 1991, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Kiss és Markó 2003, Markó 2005, Czechowski és Markó 2006, Markó és Czechowski 2012). Ezen fajok táplálkozási stratégiáinak plasztikussága nagymértékben hozzájárul az erősebb kompetitor jelenlétéhez való sikeres alkalmazkodáshoz (Reznikova 1983 in Savolainen és Vepsäläinen 1988, Savolainen és Vepsäläinen 1988, 1989, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Savolainen 1991, Cerdá és mtsai. 1998, Albrecht és Gotelli 2001, Markó és Czechowski 2004, Markó 2005).

A hasonló forrásokért versengő hangya fajok együtt élését elősegíti a források eltérő kihasználása, mint az eltérő napszakokban (Czechowski és Pisarski 1988, Albrecht és Gotelli 2001) vagy térben (Savolainen és Vepsäläinen 1988, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Azcárate és Peco 2003, Wittman és mtsai. 2010) történő táplálkozás, a különböző méretű (Savolainen 1991, Hirosawa és mtsai. 2000, LeBrun 2005) vagy összetételű (Savolainen és Vepsäläinen 1988, Morrison 2000) táplálék választása, esetleg a különböző hőmérsékleti értékekhez való alkalmazkodás (Cerdá és mtsai 1997, 1998, Bestelmeyer 2000, Lessard és mtsai. 2009, Wittman és mtsai. 2010). Érdekes példája domináns és szubmisszív fajok együttélésének az egyes vöröshangya fajok (*Formica rufa* csoport) és a szubmisszív *Formica fusca* között felfedezett kapcsolat: a domináns *Formica rufa* és *Formica polyctena* jelenléte védő hatást jelent a rabszolgatartó *Formica sanguinea*-val szemben annak rabszolga faja a *Formica fusca* számára (Czechowski és Vepsäläinen 2001, Czechowski és Markó 2006, Vänäänen és mtsai. 2010).

Fellers erdei hangyaközösségek tanulmányozása nyomán kidolgozta az együttélést szintén magyarázó monopolizálás – felfedezés csere-kapcsolat, angol nyelven *dominance – discovery trade-off* elméletét (Fellers 1987), mely szerint a domináns fajok kevésbé eredményesek a táplálékforrások megtalálásában, míg azok, amelyek források felderítésében sikeresek, kisebb eséllyel tudják a már felfedezett forrásokat uralni. Habár az elméletet igazolták egyes vizsgálatok (LeBrun és Feener 2007, Feener és mtsai. 2008, Perfecto és Vandermeer 2011), a szakirodalomban jelzett számos kivétel (Davidson 1998, Adler és mtsai. 2007, Jordan és Blüthgen 2007, Lessard és mtsai. 2009, Parr és Gibb 2012) arra figyelmeztet, hogy ez a teória általánosnak semmiképpen nem mondható.

Az élőhely komplexitása befolyásolhatja az egyes fajok sikerességét (Palmer 2003, Gibb 2005, Sarty és mtsai. 2006, Wilkinson és Feener 2007, Gibb és Parr 2010, Parr és Gibb 2012). Gibb és Parr (2010) a hangyafajok testmérete, az élőhely komplexitás és a táplálkozási stratégia sikeressége közt talált kapcsolatot: a heterogénebb élőhelyek a kisebb testméretű hangyafajoknak kedveznek, ilyen területeken a táplálékforrásokat nehezebb megtalálni, de könnyebb megtartani. Kevésbé komplex környezetben a forrásokat könnyebb felfedezni viszont nehezebb megtartani. Ez a környezet a nagyobb méretű fajoknak kedvez (Gibb és Parr 2010).

Annak ellenére, hogy a polidómuszos kolóniákkal kapcsolatban ma már számos kutatás létezik, arra mégis kevés a szakirodalmi adat, hogy milyen törvényszerűségek jellemeznék egy polidómuszos, agresszív faj jelenlétében kialakuló hangyaegyüttest. Pisarski

(1982c) megállapította, hogy a *Formica exsecta* fajnál az egyfészkes kolóniák lényegesen gyengébb hatást gyakorolnak a hangyaközösségre és kevésbé sikeres élőhely modifikátorok, mint a sokfészkesek. Meg kell azonban azt is említeni, hogy monodómuszos kolóniájú fajok között is vannak nagyon sikeres niche-konstrutőr populációk, mint ahogyan az a gombatermesztésről ismert levélvágó hangyáknál is jelezték (Odling-Smee és mtsai. 2003). Pisarski (1982c) tanulmánya, a polidómuszos kolónia területén csak szubmisszív fajokat említ kiemelve azt, hogy e fajok viselkedését is jelentősen befolyásolta a territoriális faj jelenléte. A szuperkolóniák hangyaközösségre gyakorolt hatását tanulmányozó kutatások nagy része azonban invazív fajok szuperkolóniáinak hatását vizsgálták az őshonos hangyafaunára (Carpinetto és mtsai. 2005, Abbott és mtsai. 2007, Rowles és O'Dowd 2007, Carpinetro és mtsai. 2008, Cerdá és mtsai. 2012). Magyarországon is készültek ebben a témában kutatások: *Lasius neglectus* szuperkolónia területén történt vizsgálata nyomán Tartally (2000) a szuperkolónia széli részein annak központi területeihez viszonyított, a többi hangyafajra vonatkozó magasabb diverzitást és abundanciát mutatott ki. Ugyanezen faj szuperkolóniájának hatására egy másik hazai kutatás a helyi hangya- és egyéb ízeltlábú közösség fajgazdagságának szignifikáns csökkenését állapította meg (Nagy és mtsai. 2009).

### 1.3.Célkitűzések

Munkám során tisztázni kívántam agresszív territoriális hangyafajok kolóniai között kialakuló intraspecifikus konfliktusok törvényszerűségeit és e fajok hatását a territóriumukon élő hangyaközösségre. A kutatás első részében a tesztelt hangyakolóniák egymástól mért távolsága és a köztük tapasztalt agresszivitási szint közötti összefüggéseket vizsgáltam. A témakör fő kérdése az volt, hogy befolyásolja-e a dolgozók egymáshoz viszonyulását és ha igen milyen módon az, hogy szomszédos vagy távoli kolóniákból származnak?

A másik fő kérdéskör az agresszív, területtartó hangyák egyéb fajokra gyakorolt hatását taglalja. Kérdéseim ebben a témakörben több téma köré csoportosultak: Mennyire képesek hatékonyan kihasználni a territoriális faj dolgozói a táplálkozási területüket? Milyen a tanulmányozott territoriális fajok és a többi faj viszonya? Képes-e más, rivális faj kolonizálni és túlélni a fészekkomplexumok területén és ha igen, milyen fajokról van szó? Milyen a territóriumon belül élő többi faj közötti viszony?

Felállított hipotéziseink és predikcióink:

**H1.** A tanulmányozott fészekkomplexum szuperkolónia.

P1. A dolgozók toleránsan viselkednek az ugyanabból a komplexumból származó fajtársakkal szemben, de agresszívak azokkal szemben, amelyek más komplexumokból származnak.

**H2.** A *'dear enemy'* – kedves ellenségem hipotézis alapján a szomszédos fészkek dolgozói kerülnek a konfliktust a területtartás költségeinek csökkentésének érdekében (Heinze és mtsai. 1996, Pirk és mtsai. 2001). Szintén lehetséges, hogy a közelebbi fészkekben élő fajtársaknak jobban hasonlítanak a fészektárs felismeréséhez szükséges elemei a közelebbi rokonság miatt (Pirk és mtsai. 2001).

P2. A szomszédos fészkek vagy szuperkolóniák dolgozói kevésbé agresszívak egymással, mint azok, amelyek távolabbi fészkekből származnak.

**H3.** A kialakuló konfliktusok miatt a dolgozók a szomszédos fészkek hangyáit tekintik riválisnak, a távolabbi fészkekből származó, ismeretlen hangyáknak kisebb jelentőséget tulajdonítanak (Gordon 1989, Sanada-Morimura és mtsai. 2003, Wilgenburg és mtsai. 2007).

P3. Az agresszivitás szintje csökken a tesztelt fészkek illetve szuperkolóniák közti távolság növekedésével

**H4.** A célfaj dolgozói sikeresen lefedik a kolónia területét.

P5. A célfaj dolgozói a megfigyelési pontok jelentős részén megjelennek.

**H5.** A célfaj területén megjelenő fajok eloszlása nem egyenletes, a fészkektől való távolság befolyásolja különböző hangya fajok egyedszámát.

P5. A célfaj legközelebbi fészekétől való távolság növekedésével nő az idegen fajok egyedszáma és csökken a célfajok egyedszáma

**H6.** A célfajok kiszorítják a többi fajt a kolóniájuk által uralt táplálkozási területről.

P6. Az idegen fajok dolgozói csak nagyon kevés megfigyelési ponton jelennek meg.

P7. A célfaj dolgozóinak száma negatívan befolyásolja az idegen fajok dolgozóinak eloszlását.

**H7.** Mivel a célfaj által uralt területen kevés a szabad élőhely, az itt megjelenő idegen fajok közti kompetíció erős.

P8. A célfajok által uralt területeken megjelenő egyes fajok dolgozószáma negatívan befolyásolja más fajok egyedeinek az eloszlását.



## 2. Anyag és módszer

### 2.1. A vizsgált fajok

Vizsgálatunk célfajaiként olyan agresszív, nagy territóriumot fenntartó hangyafajokat jelöltünk ki, amelyek képesek polidómuszos kolóniák képzésére. Ezen kritériumoknak megfelelő több Romániában és Magyarországon is előforduló faj közül, a választásunk a *Formica pratensis* Retz. 1783 -ra és a *Formica exsecta* Nyl. 1846 -ra esett. A *Formica exsecta* nálunk ritkának számít (Markó és mtsai. 2006, Csősz és mtsai. 2011), csak a hidegebb élőhelyeken jelenik meg, kedvező körülmények közt kiterjedt szuperkolóniákat képez. A *Formica pratensis* ellenben szinte mindenhol előfordul, akár a zavartabb helyeken is, polidómuszos fészkek komplexumai nem annyira kiterjedtek.

A *Formica pratensis* Retzius, 1783 – réti vöröshangya a *Formica* s. str. szubgénuszba tartozó dél palearktikus elterjedésű faj (Czechowski és mtsai. 2002). Elterjedési területe délen Portugália, Észak-Olaszország, a Balkán félsziget, nyugaton Dél-Anglia, északon a Skandináv félsziget, Szibéria, keleten a Jakutia és Zeya folyó közt van, a Távol-Keletről hiányzik (Czechowski és mtsai. 2002). Romániában és Magyarországon több helyen is előfordul (Markó és mtsai. 2006, Csősz és mtsai. 2011). Nyílt területek, rétek, kaszálók, fás legelők, erdei tisztások, erdőszélek gyakori hangyafaja (Collingwood 1979, Czechowski és mtsai. 2002, Seifert 1992, Beye és mtsai. 1998, Véle és mtsai. 2009).

Fészkeik akár 1,5 méteres átmérőjük is lehetnek, növényi anyagokkal borítottak, laposabbak más rokon fajok, mint a *Formica rufa* vagy a *Formica polyctena* fészkei (Collingwood 1979). A fészkektől jól kivehető ösvények indulnak ki, amelyek állandó táplálékforrásként szolgáló levéltetű-kolóniákhoz vezetnek.

A többi, *Formica sensus stricto* alnembe tartozó, a magyar szakirodalomban vörös hangyákként említett fajhoz hasonlóan agresszív, territoriális faj (Savolainen és Vepsäläinen 1989). A fiatal királynők fészkealapításkor a *Formica* génuszba tartozó *Serviformica* szubgénusz, másnéven rabszolga hangya fészkeket parazitálnak (Czechowski és Radchenko 2007). Mono- és poligín, egy- és sokfészkes kolóniai egyaránt ismertek (Beye és mtsai. 1998, Pirk és mtsai. 2001, Czechowski és Radchenko 2007, Jordan és Blüthgen 2007).

A *Formica exsecta* Nylander, 1846 a *Coptoformica* szubgénuszba tartozó, transzpalearktikus elterjedésű (Czechowski és mtsai. 2002) hangyafaj. Elterjedési területe délen Közép-Spanyolországtól a Balkán félszigeten át Anatóliáig és a Kaukázusig, nyugaton Angliáig és Skóciáig, északon a Skandináv félszigetig tart. Keleten megtalálhatjuk Mongóliáig, Észak-Kelet Kínáig és az Amur folyóig (Seifert 2000, Goropashnaya és mtsai.

2007). A romániai (Markó és mtsai. 2006) és magyarországi (Császár és mtsai. 2011) hangyafajok listája egyaránt említi, de egyik országban sem túl gyakori. Romániában az egyik ismert előfordulási pontja a Vasláb (Harghita megye, Románia) melletti védett Fenék rétláp környéke. Közép-Európában az 1950-es évek után jelentősen visszaszorult feltételezhetően az élőhelyek erdősülése és a legeltetési szokások drasztikus megváltozása miatt (Seifert 2000). A többi *Coptoformica* fajnál generalistább, többféle élőhelyen előfordulhat (Seifert 2000). Populációi különböző nyílt vagy enyhén árnyékos területeket népesítenek be, általában szubalpin és boreális hegyvidéki legelőkön, lombhullató valamint elegyes erdőkben, erdőszéleken, tisztásokon, félszáraz és szárazabb réteken, lápok szárazabb pontjain fordulnak elő (Collingwood 1979, Seifert 2000, Czechowski és mtsai. 2002, Goropashnaya és mtsai. 2007, Erős és mtsai. 2009).

A szakirodalom a *Formica pratensis*-hez hasonlóan agresszív, területtartó fajok közé sorolja (Pisarski 1982b, d, Savolainen és Vepsäläinen 1988, Erős és mtsai. 2009, Csata és mtsai. 2012). Fészkeik földalapúak és száraz növényi anyagokkal fedettek (Seifert 2000, Bliss és mtsai. 2006, Erős és mtsai. 2009). Méretük általában kisebb, de nem ritkák az 1 méternél nagyobb átmérőjű fészkek sem (Czechowski és mtsai. 2002, Bliss és mtsai. 2006). Új, önálló fészkek alapításakor a királynők általában a *Formica pratensis*-hez hasonlóan *Serviformica* fészkeket parazitálnak (Collingwood 1979, Seifert 2000, Czechowski és mtsai. 2002). A faj terjedése sok esetben kolóniahasadással valósul meg (Collingwood 1979, Seifert 2000, Czechowski és mtsai. 2002, Bliss és mtsai. 2006). Ösvényei általában kevésbé jól kivehetőek és valamivel rövidebbek, mint például a *Formica pratensis*-nél (Markó, személyes közlés). Egy- és többkirálynős kolóniái egyaránt előfordulhatnak (Rosengren és Pamilo 1984, Czechowski és mtsai. 2002, Seppa és mtsai. 2004, Goropashnaya és mtsai. 2007, Martin és mtsai. 2009, Erős és mtsai. 2009, Csata és mtsai. 2012), többkirálynős fészkei gyakran nagyon sok fészek alkotta polidómuszos rendszerekké alakulhatnak (Dobrzanska 1973, Pisarski 1982a, b, c, d, Liutard és Keller 2001, Brown és mtsai. 2003, Bliss és mtsai. 2006, Katzerke és mtsai. 2006, Debout és mtsai. 2007, Erős és mtsai. 2009, Martin és mtsai. 2009, Csata és mtsai. 2012). Genetikai vizsgálatok alapján a poligin és polidómuszos populációk (P típus) a monogín populációkból (M típus) származhatnak, amire az egyik magyarázat a királynők korlátozott diszperziója és születési helyükön maradása (Seppa és mtsai. 2004). Többfészkes, több királynős kolóniáinál (többek között az általunk vizsgált Vaslábi láp melletti populációnál is) a dolgozók fészken belüli rokonsága nagyon alacsony lehet (Kümmerli és Keller 2007, Goropashnaya és mtsai. 2007, Martin és mtsai. 2009), a

fészektárs-felismerést alapvetően befolyásoló CHC-profil viszont nagyon hasonló (Martin és mtsai. 2009). A CHC-profil hasonlósága jól magyarázza azt, hogy többfészkes populációinál többen is kevésbé pontos fészektárs-felismerő képességet állapítottak meg (Brown és mtsai. 2003, Katzerke és mtsai. 2006, Martin és mtsai. 2009) szemben a monogín populációkkal, ahol a fészektárs felismerő képesség sokkal kifejezettebb (Martin és mtsai. 2009).

## 2.2. Vizsgálati helyszín

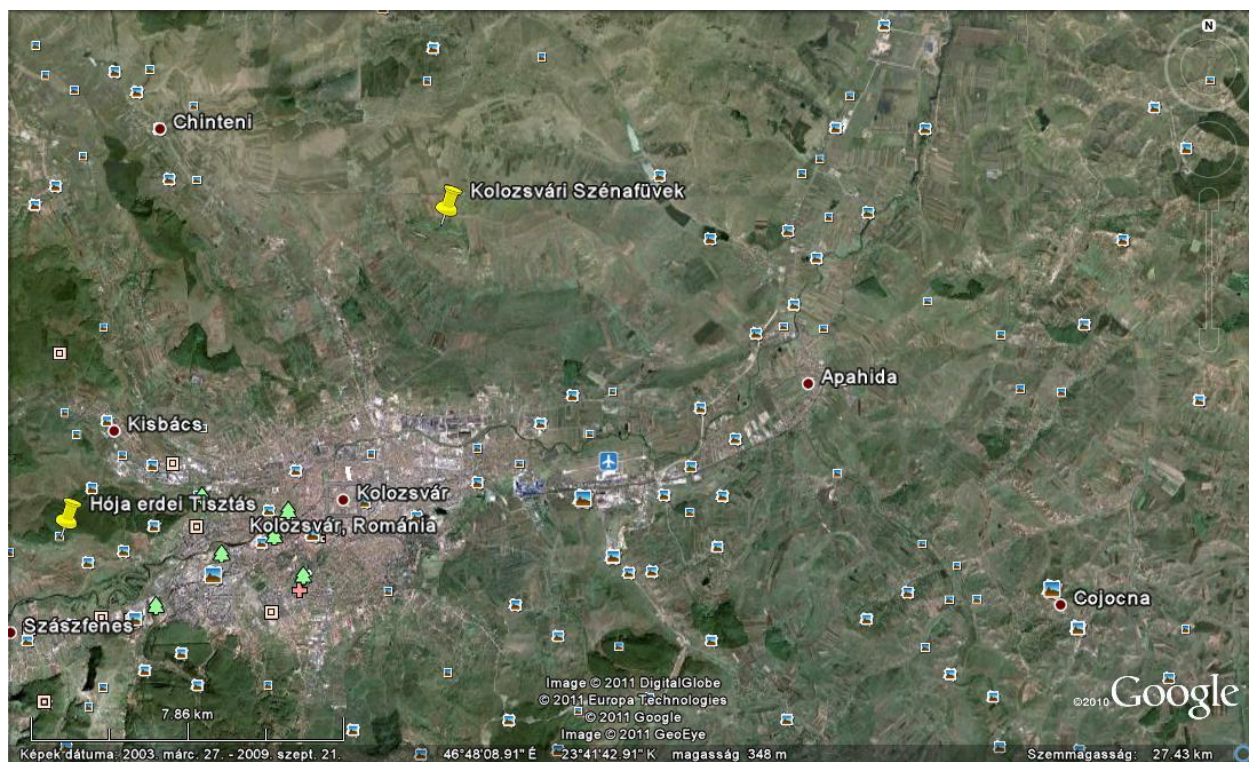
Kutatásunk kivitelezéséhez olyan területeket kerestünk, ahol a célfajok fészkeinek viszonylag nagy denzitása miatt feltételezni lehetett polidómuszos kolóniák létrejöttét. *Formica pratensis* populációkat két Kolozsvár környéki helyszínen (2.2.1. ábra), a Kolozsvári Szénafüveken és a Kolozsvár melletti Hója erdő egy tisztásán, *Formica exsecta* fészekomplexumokat a Vasláb és Gyergyóalfalu (Hargita megye, Románia) között elhelyezkedő Fenék láphoz közel elhelyezkedő kaszálókon vizsgáltunk. A terepi vizsgálatokat 2004 szeptemberétől 2007 júliusáig végeztük.

Kolozsvár klímája mérsékelt kontinentális, az évi átlag hőmérséklet  $8,3^{\circ}\text{C}$ , az évi lehullott csapadék mennyisége nem haladja meg a 600 millimétert. A legmelegebb hónap a július  $+20^{\circ}\text{C}$  átlaghőmérséklettel, leghidegebb a január  $-4,4^{\circ}\text{C}$  átlaghőmérséklettel (Csűrös 1973, Vicol 1989, Cristea és mtsai. 1998, Moldovan és Fodorean 2002).

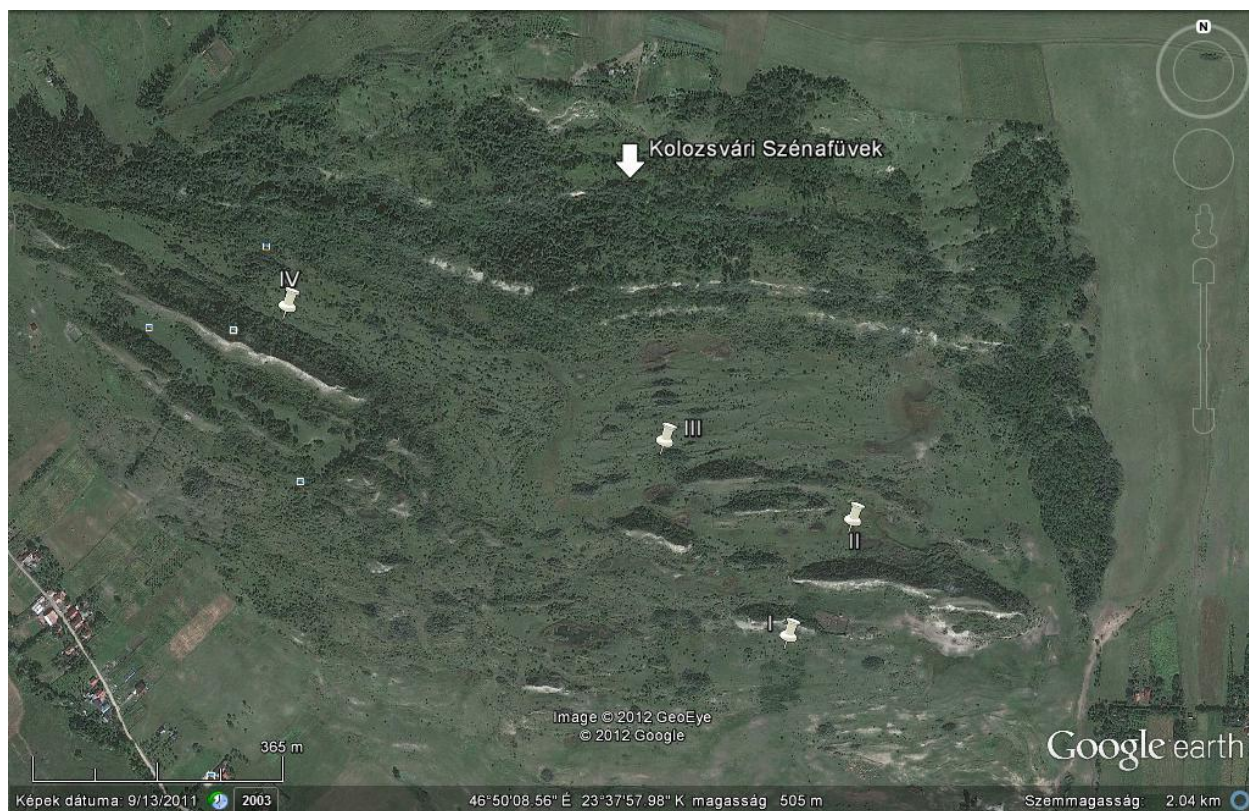
A **Kolozsvári Szénafüvek Természetvédelmi Terület** ( $46^{\circ}50'\text{N}$ ,  $23^{\circ}37'\text{E}$ , 2.2.2. ábra) a várostól 5 kilométerre, északra, az Erdélyi Mezőség nyugati határán helyezkedik el. Botanikai rezervátumként 1932-től védett státusa van (Vicol 1989, Cristea és mtsai. 1998). Jellegzetes geomorfológiai alakzatai a földcsuszamlások következményeként keletkezett koporsók. A koporsók közti völgyekben a vízhatlan rétegeken kisebb-nagyobb időszakos tavacsok alakulnak ki. Ghişa (1944 in Vicol 1989) vizsgálatai alapján a terület speciális mikroklímával rendelkezik, amely valamivel melegebb és szárazabb annál, ami Kolozsvár környékének többi részén tapasztalható. Az évi átlag hőmérséklet  $14,5^{\circ}\text{C}$ , a csapadék 500 millimétert nem haladja meg (Ghişa 1944 in Vicol 1989).

A speciális helyi klímaviszonyok miatt termofil vegetáció alakult ki (Vicol 1989). A Kolozsvári Szénafüvek számos botanikai és zoológiai szempontból értékes, ritka faj élőhelye, mindig is vonzotta a kutatókat, (Vicol 1989, Rákosy és Lászlóffy 1997, Lászlóffy 1998, Cristea és mtsai. 1998, László 2001, 2002, Ujvárosi 2002, Marosi és mtsai. 2006, Tartally és mtsai. 2008, Tartally és Varga 2008). Az itt található *Formica pratensis* szuperkolóniát Markó és Csősz (2001) is említik.





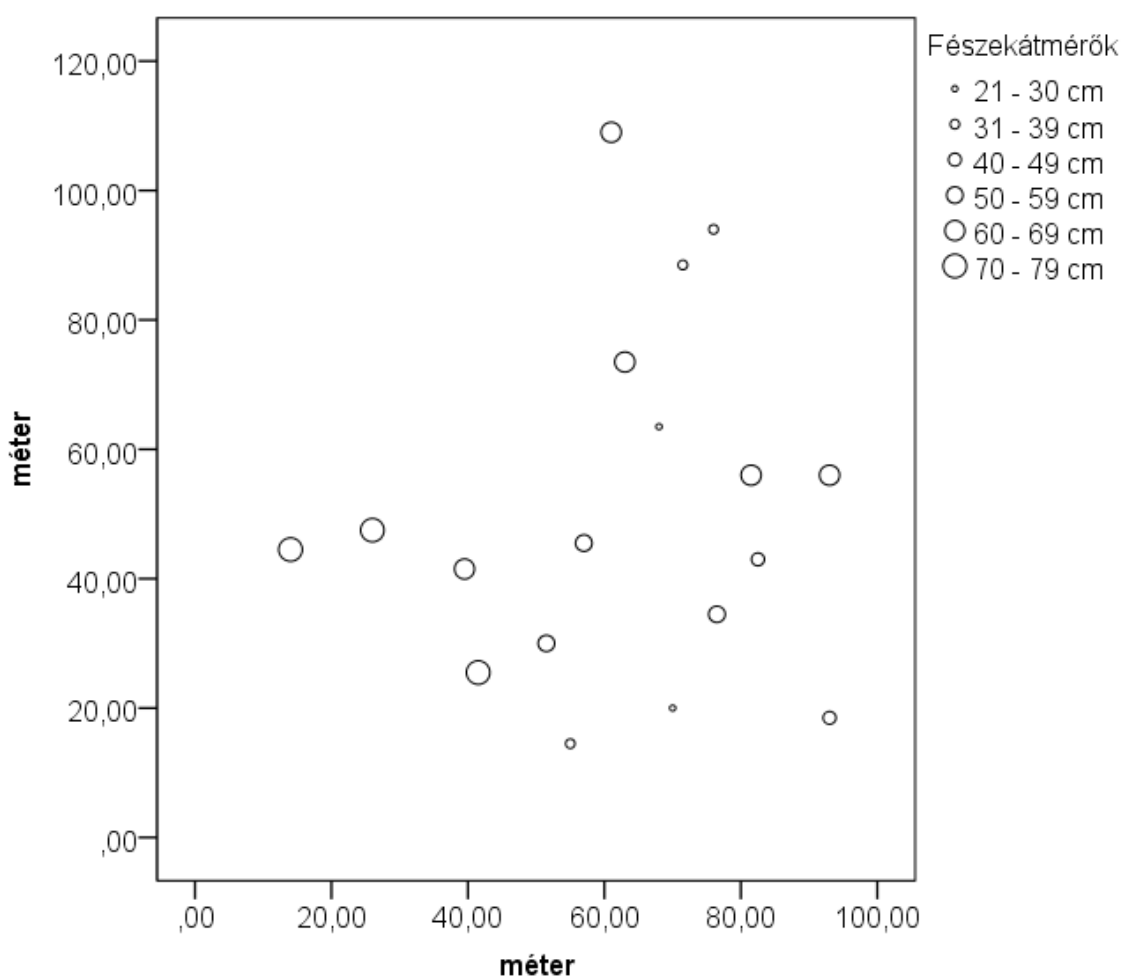
**2.2.1. ábra.** A kolozsvári helyszínek Google Earth segítségével készített műholdas felvétele.



**2.2.2. ábra** A Kolozsvári Szénafüvek Google Earth segítségével készített műholdas felvétele (a római számok a vizsgálati helyszíneket jelölik).

Kutatásainkat egy galagonya és vadrózsa bokrokkal elszórtan benőtt területen végeztük. Előzetes vizsgálataink során 2004-ben mintegy száz *Formica pratensis* fészket számoltunk meg, de a fészkek száma 2004 ősze és 2005 tavasza közt drasztikusan lecsökkent. A pontos okokat nem ismerjük, de a fészkek pusztulásában szerepet játszhatott a területen zajló intenzív legeltetés. 2010-ben végeztünk egy újabb területfelmérést és azt tapasztaltuk, hogy a fészekszám csökkenés nem állt meg és tíz alá esett a hajdani százon felülből.

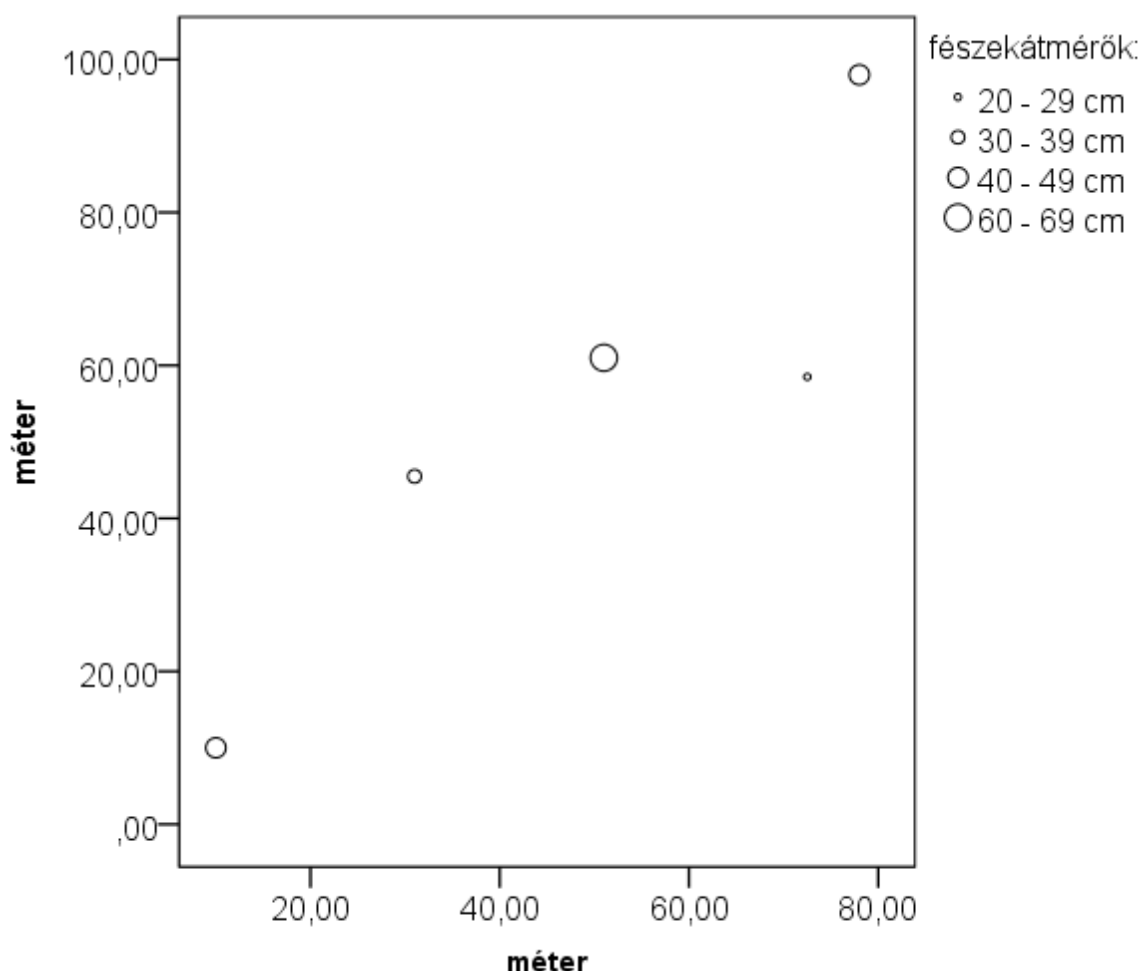
A vizsgálatokat a helyszín négy különböző pontján végeztük (2.2.2. ábra). A legtöbb fészket az I. számmal jelölt vizsgálati ponton találtuk (2.2.3. ábra).



**2.2.3. ábra** A Kolozsvári Szénafüveken található I.-es vizsgálati pont *Formica pratensis* fészkeinek térképe 2007-ben.

A II.-es számú ponton két, egymástól 11 méterre elhelyezkedő fészket vizsgáltunk, melyeknek átmérője 50×40 és 40×40 centiméter volt 2007 tavaszán. A III.-as helyszínen két,

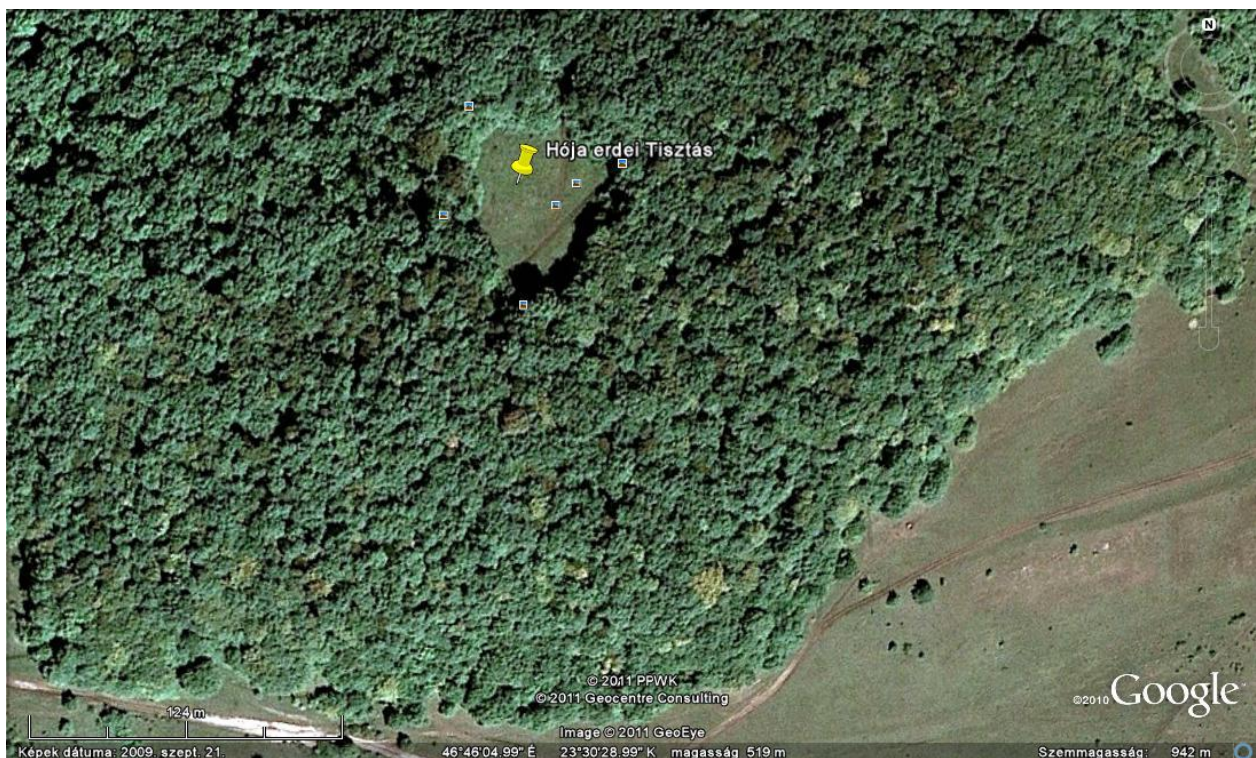
egymástól 60 méterre elhelyezkedő, az utolsó méréskor 60×60 illetve 50×60 centiméter átmérőjű fészket vizsgáltunk. A IV.-es vizsgálati ponton öt fészkek voltak (2.2.4. ábra).



**2.2.4. ábra** A Kolozsvári Szénafüveken található IV.-es vizsgálati pont *Formica pratensis* fészkeinek térképe 2007-ben.

A **Hója Erdő** Kolozsvártól északnyugatra helyezkedik el (46°46'N, 23°30'E). A dombvidéki gyertyános tölgyes (*Carpineto-Quercetum*) kiterjedése megközelítőleg 295 hektár. Vizsgálatunkat az erdő egy tisztásán végeztük, melynek növényzetét nagyrészt pázsitfű félék alkották. A környék kedvelt kirándulóhely, amelynek következtében jelentős antropogén zavarásnak van kitéve. Az ide érkező járművek nyomai még a műholdas felvételeken is jól látszanak (2.2.5. ábra). Filipaş Kolozsvár környékének botanikai leírásáról szóló doktori tézise tartalmazza a Hója erdő botanikai felmérését is, amelyben említi, hogy a környék nem erdős növénytakasulásai erősen magukon viselik az emberi zavarás nyomait (Filipaş 2007).



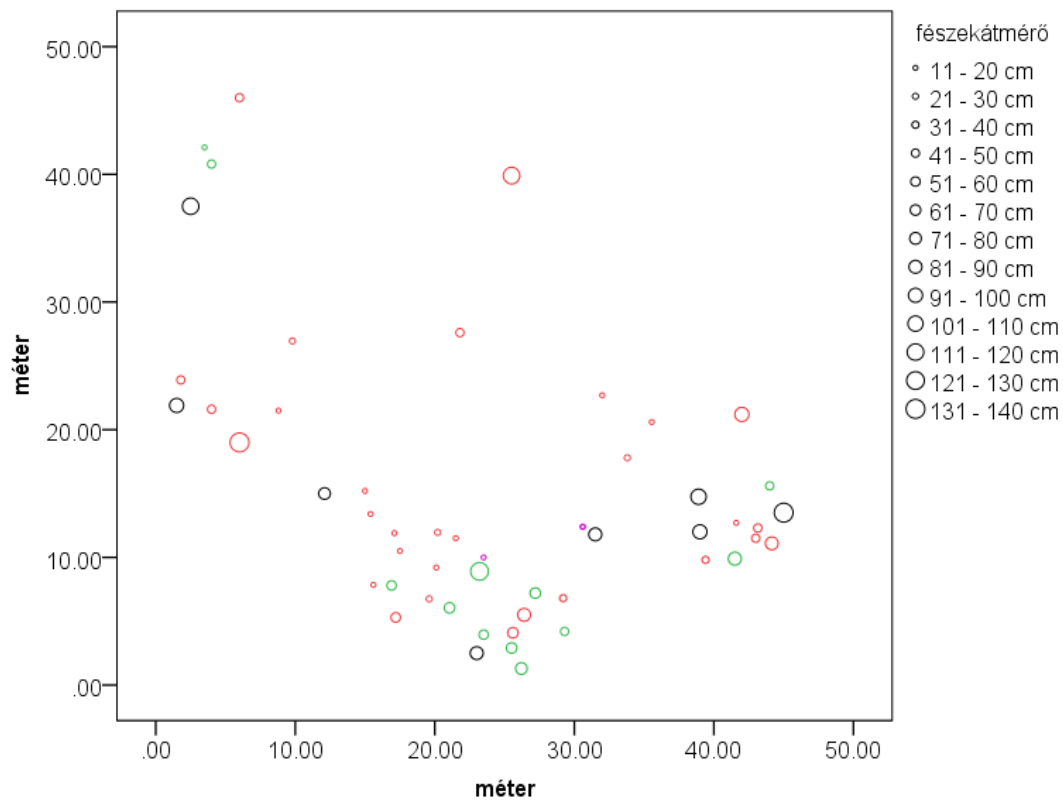


**2.2.5 ábra** A Hója erdei tisztás Google Earth segítségével készített műholdas felvétele

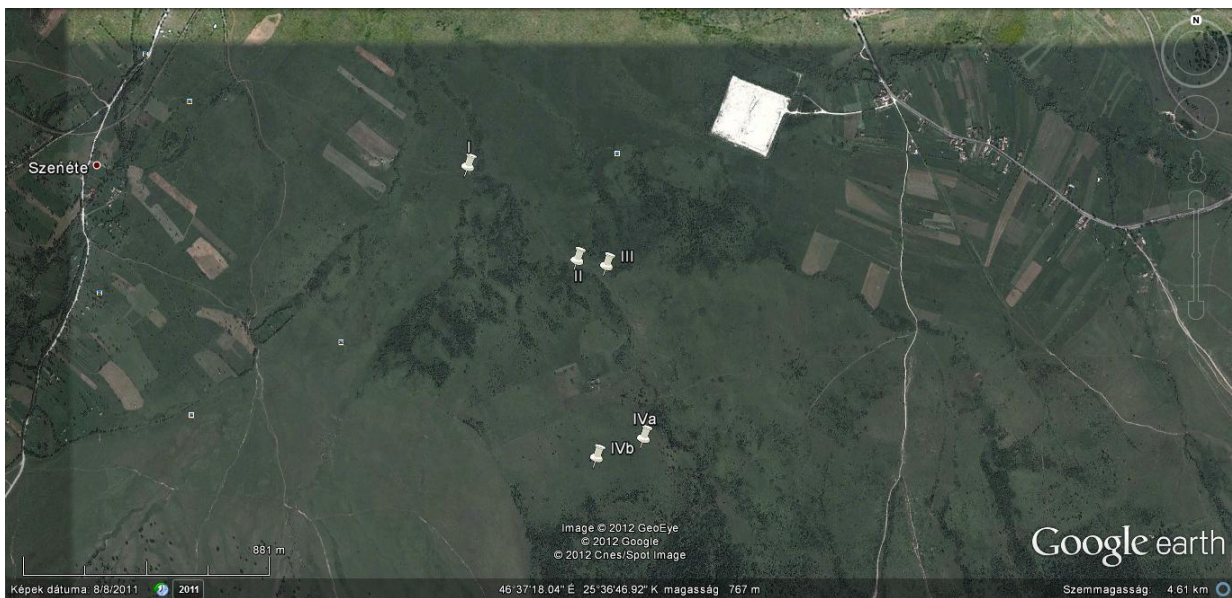
Az elővizsgálatok során 2004 augusztusában 50 *Formica pratensis* fészket térképeztünk fel itt. A fészekszám sajnos az évek alatt ezen a helyszínen is egyre csökkent: 2005-ben 33, 2006-ban és 2007-ben 20 (2.2.5. ábra). A munka terepi részének lezárása után 2010-ben és 2011-ben a területet újból felkerestük. 2010-ben már csak 8 fészket találtunk. 2011-ben sáncokkal akadályozták meg a járművek bejutását az erdőbe, ez után 2011 őszén a nagyobb fészkek körül több kis fészket fedeztünk fel.

## Vasláb

*Formica exsecta* fészekomplexumokat a Gyergyói-medence déli részén fekvő Vasláb község (Hargita megye, Románia, ~780 m tengerszint feletti magasság) közelében elhelyezkedő Fenék láp menti kaszálókon (2.2.6. ábra) vizsgáltunk 2005 júliusától 2007 júliusáig. A Gyergyói medence Románia leghidegebb pontjai közé tartozik, éghajlata mérsékelt kontinentális. Az évi minimum hőmérséklet akár a  $-30^{\circ}\text{C}$ -t is elérheti, míg az évi maximum hőmérséklet  $+28-30^{\circ}\text{C}$  körüli. A fagypont alatti napok száma 120-140 közötti. A napi hőmérsékletingadozás is nagy, akár  $25^{\circ}\text{C}$  is lehet.

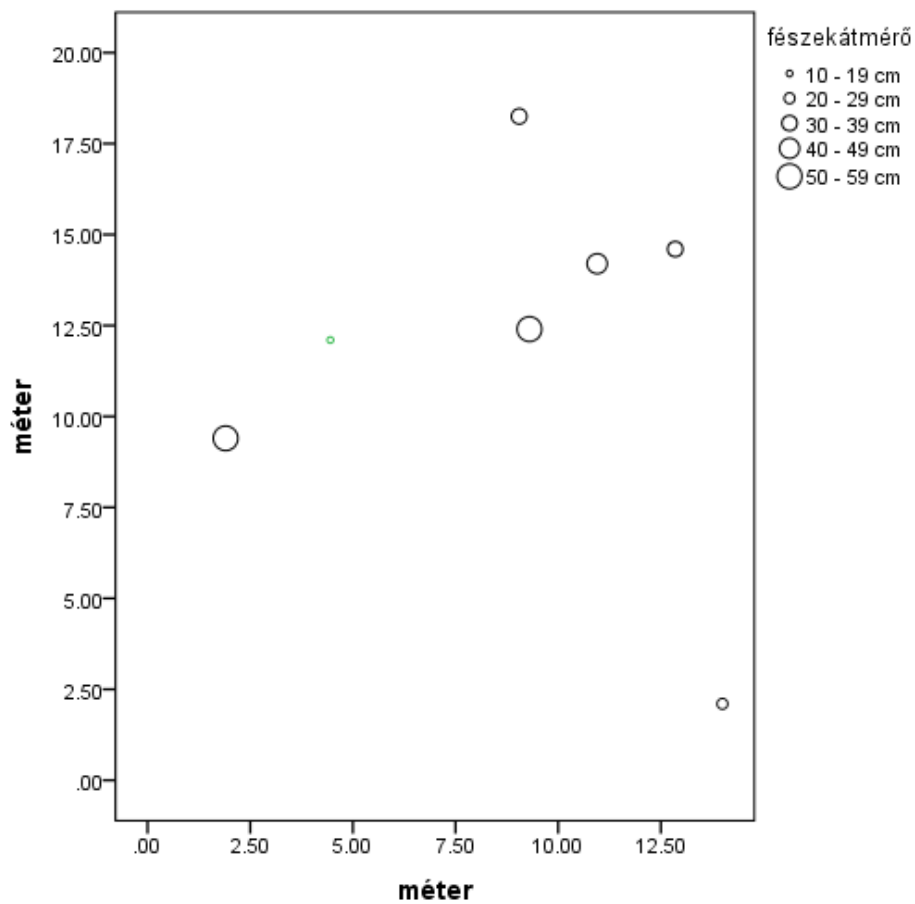


**2.2.5. ábra** A Hója erdei tisztáson található *Formica pratensis* fészkek térképe. ○ – A 2010-ben jelenlevő fészkek ○ – 2005 és 2007 között kihalt fészkek, ○ – 2007 és 2010 között kihalt fészkek, ○ – a 2004-es térképezés után megjelent fészkek.

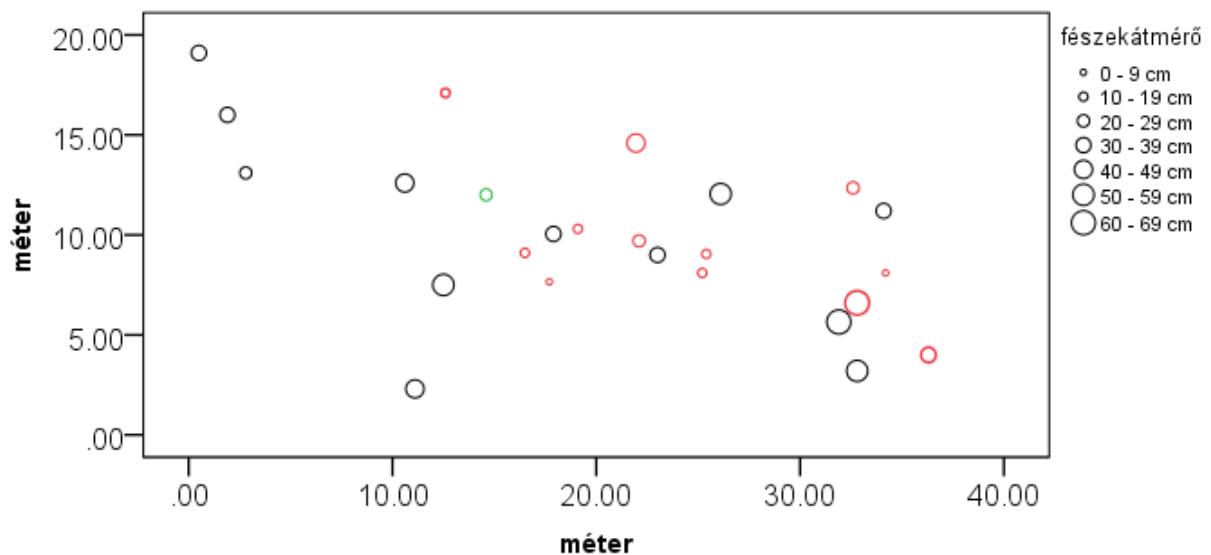


**2.2.6 ábra** A Vaslábi Fenék láp Google Earth segítségével készített műholdas felvétele (a római számok a vizsgálati helyszíneket jelölték).

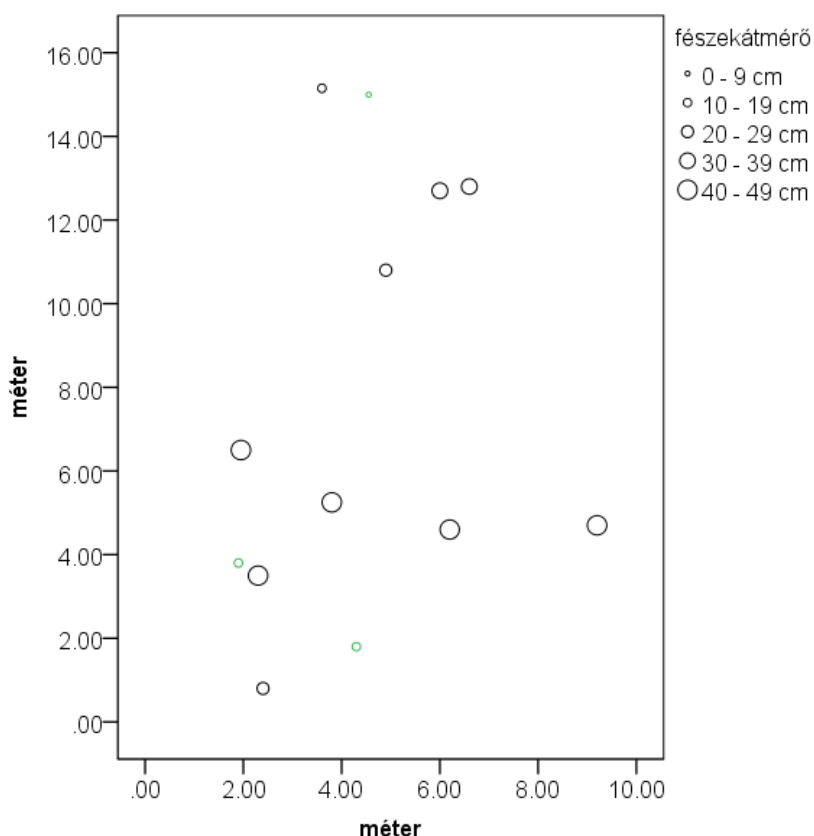




**2.2.7. ábra** A I. jelzésű *Formica exsecta* szuperkolónia fészkeinek térképe. ○ – 2005-ben feltérképezett fészkek, ○ – 2005 után megjelent új fészkek

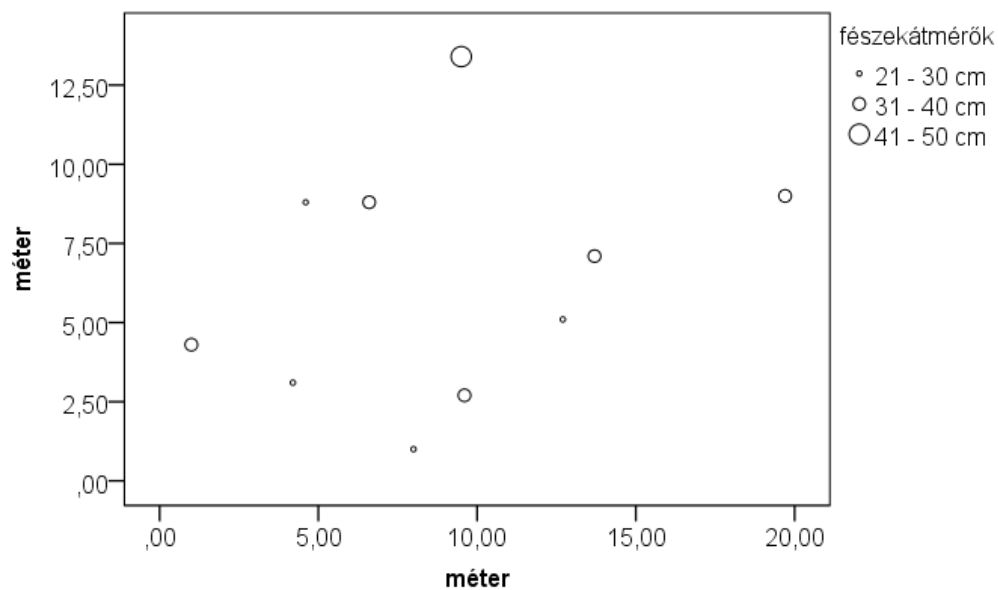


**2.2.8. ábra** A II. jelzésű *Formica exsecta* szuperkolónia fészkeinek térképe. ○ + ○ – 2005-ben feltérképezett fészkek, ○ – 2005 után kihalt fészkek, ○ – 2005 után megjelent új fészkek.

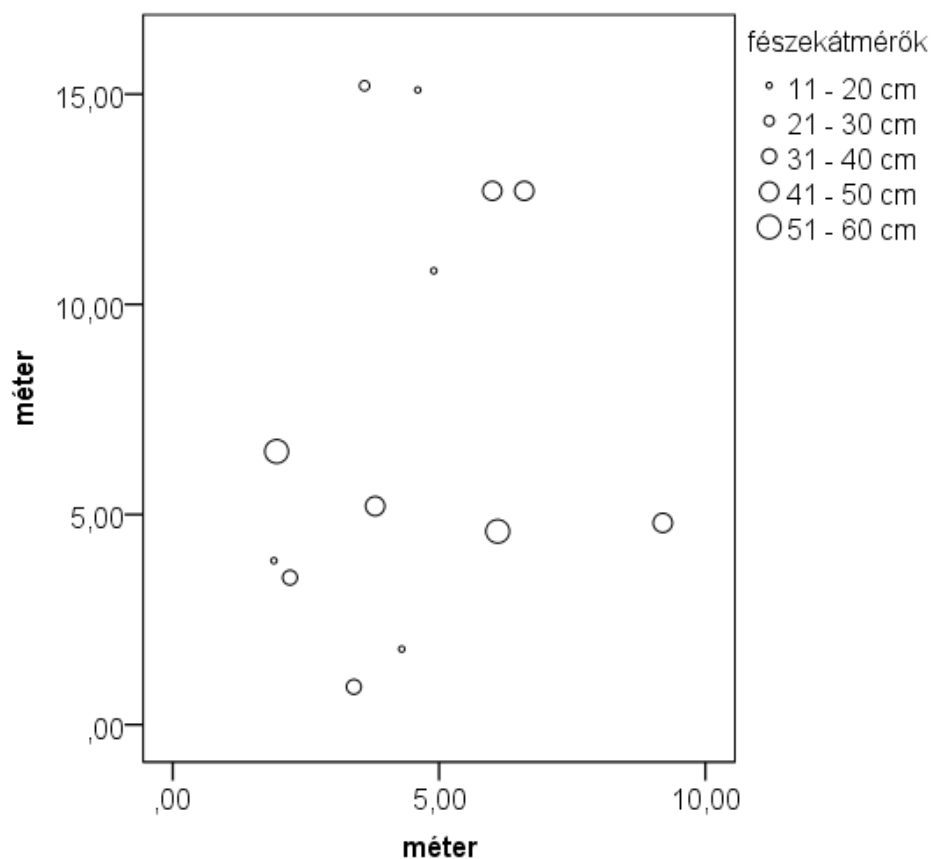


**2.2.9. ábra** A III. jelzésű *Formica exsecta* szuperkolónia fészkeinek térképe. ○ – 2005-ben feltérképezett fészkek, ● – 2005 után megjelent új fészkek.

A Vasláb faluhoz tartozó Fenék láp (románul: Mlaștina După Luncă) környékén több felmérés készült a helyi élővilágról. A terület botanikai leírását Margóczi és munkatársai (2000) valamint Mátyás és munkatársai (2011) is publikálták. A helyi ízeltlábú faunát Gallé és munkatársai kutatták (2000), a hangyafaunát (Német és mtsai. 2011) és hangyaközösséget (Erős és mtsai. 2009, 2011, Kiss és Kóbori 2011, Csata és mtsai 2012, Markó és mtsai. 2012) érintő több recens publikáció is létezik. A *Formica exsecta* fészkek komplexumok helyének pontos felmérését Markó és munkatársai (2012) végezték. A környéken hét elkülönült *Formica exsecta* által létrehozott fészkek komplexumot azonosítottak. A legnagyobb szuperkolónia, egyben Európa legnagyobb *Formica* által létrehozott sokfészkes rendszere a maga 3347 fészkeivel (Markó és mtsai. 2012). Vizsgálatunk során összesen négy fészkek komplexumot tanulmányoztunk (I.-IV.) (2.2.6. ábra).



**2.2.9. ábra** Az IV.-es jelzésű *Formica exsecta* szuperkolónia széli IV.a-val kódolt részén található fészkek 2007 nyarán mért adatok alapján elkészített térképe.



**2.2.10. ábra** Az IV. jelzésű *Formica exsecta* szuperkolónia központi IV.b-vel kódolt részén található fészkek 2007 nyarán mért adatok alapján elkészített térképe.

Az I., II. és III. fészekomplexum patakparton helyezkedik el. Az I. és a III. fészekomplexum mészkerülő kékperjés rét (*Junco-Molinietum* Preising 1951), a II. terület száraz nyíres (Mátis és mtsai. 2011). Az I. a másik kettőtől mintegy 500 méterre helyezkedik el. A II. és III. terület legszélső fészkei közti távolság körülbelül 100 méter. Az I. illetve a másik két vizsgálati helyszínt a Nagyponk patak választja el egymástól. Az emberi zavarás mértéke ezeken a helyszíneken nem volt jelentős.

IV.-el a környék legnagyobb szuperkolóniáját jelöltük. Ebben a fészekomplexumban egy széli, kisebb fészeksűrűségű (0.09 fészek/10 m<sup>2</sup>) IV.a-val kódolt (2.2.9. ábra) és egy központi, nagyobb fészeksűrűségű (0.52 fészek/ 10 m<sup>2</sup>) IV.b –vel kódolt (2.2.10. ábra) részt jelöltünk ki. Mátis és munkatársai munkája alapján mindkét ponton mészkerülő kékperjés rét található (Mátis és mtsai. 2011). Elszórtan kisebb fákat (*Betula pubescens*, *Salix* spp.) valamint néhány lucfenyőt is találhatunk. Évközben a területet marhalegelőként van hasznosítva.

## **2.3. Alkalmazott módszerek**

### **2.3.1. Térképezés**

Minden vizsgálati helyszínen a munkát a fészkek feltérképezésével kezdtük. A vizsgált fajok fészkei jól elkülöníthetőek egymástól. A fészkeket műanyag számokkal jelöltük meg, majd lemértük a legnagyobb és legkisebb átmérőt. Ezek után minden fészek középpontját lemértünk legkevesebb három szomszédos fészek középpontjától. A fészekomplexum változásainak észlelésére minden vizsgálati évben megismételtük a térképezést.

### **2.3.2. Agresszivitási tesztek**

A dolgozók közötti agresszivitás mértékét agresszivitás tesztekkel határoztuk meg. Ennek a vizsgálati módszernek a különböző típusai általánosan elterjedtek hangyák és más szociális rovarok fajon belüli és fajok közötti agresszivitásának tanulmányozására (Ichinose 1991, Heinze és mtsai. 1996, Leponce és mtsai. 1996, Beye és mtsai. 1997, 1998, Pirk és mtsai. 2001, Suarez és mtsai. 2002, Roulston és mtsai. 2003, Sanada Morimura és mtsai. 2003, Chapuisat és mtsai. 2004, Thomas és mtsai. 2007, van Wilgenburg 2007, Thurin és Aron 2008, Martin és mtsai. 2009, Martin és mtsai. 2012). Az ilyen témájú kutatások alkalmával végzett tesztek kivitelezési módja, időtartalma, a résztvevő egyedek száma egyaránt nagy változatosságot mutat (Roulston és mtsai. 2003). Elterjedt módszer nagyobb

számú dolgozó között előforduló harcok számát megszámlolni. Pirk és munkatársai (2001), Beye és munkatársai (1998) valamint Katzerke és munkatársai (2006) kétszáznál is több az általuk donornak nevezett fészekből származó dolgozót helyeztek a recipiens fészek tetejére és számolták a harcok számát. Más kutatásokban kevesebb számú dolgozót részletekbe menően figyeltek meg. Ennek egy módja, egy dolgozó idegen fészekre helyezése után rögzíteni a hangyák viselkedését (Pisarski 1982a, Stuart 1987, Stuart és Herbers 2000, Rosset és mtsai. 2007, Foitzik és mtsai. 2007, Dimarco és mtsai. 2010, Martin és mtsai. 2012). Nagyon elterjedt módszer a fészekből kiemelt, kevés számú egyed viselkedésének tanulmányozása egy semleges térben. Nagyszámú ilyen típusú megfigyelést végeztek laboratóriumban (Le Moli és Mori 1990, Leponce és mtsai. 1996, Suarez és mtsai. 2002, Chapuisat és mtsai. 2004, Sanada Morimura és mtsai. 2003, Holzer és mtsai. 2006, Boulay és mtsai. 2007, Drescher és mtsai. 2007, Grover és mtsai. 2007, Sorvari és mtsai. 2008, Thomas és mtsai. 2007, Thurin és Aron 2008). Többen figyeltek terepen két, különböző fészekből származó dolgozót Petri csészékben vagy egyéb kisebb átlátszó edényekben (Beye és mtsai. és mtsai. 1997, van Wilgenburg 2000, Sorvari és Hakkarainen 2004).

Vizsgálataink során terepi körülmények között végeztünk agresszivitás teszteket félig zárt dobozokban. Egy agresszivitási teszt alkalmával négy dolgozót vizsgáltunk: egy jelöltet az egyik és három jelöletlent egy másik vizsgált fészekből egy hálóval fedett átlátszó műanyag pohárban. A tesztelendő fészkeket random módszerrel választottuk ki. A hangyák jelölését az előtor közepére helyezett körömlakk cseppel végeztük. Egy teszt időtartalma öt perc volt. Eközben figyeltük és számoltuk a hangyák közti interakciókat. Minden esetben csupán a jelölt egyedet érintő interakciókat jegyeztük fel. Öt interakció típust különítettünk el:

- (1.) semleges, a dolgozók találkozáskor a csápokkal végigtapogatják egymás testfelületét, de semmilyen agresszív megnyilvánulás nincs;

- (2.) pozitív: kölcsönös etetés;

- (3.) félagresszív: a dolgozó nyitott rágókkal odakap a másikhoz, de nem harapja meg;

- (4.) agresszív: harapva megragadja valamelyik végtagot, függelék;

- (5.) harc: a potroh begörbítése, hangyasav fecskendezése, verekedés

- (6) elriad: találkozáskor az egyik fél elszalad

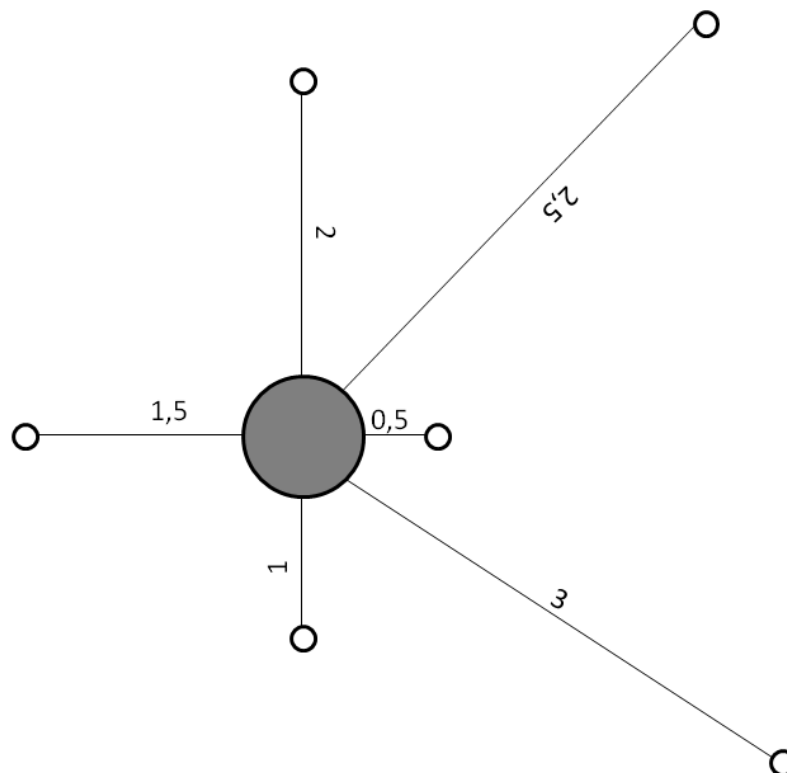
A fészken belüli agresszivitás mértékének meghatározására, az előzővel megfelelő felállásban (egy jelölt és három jelöletlen dolgozó, öt perces megfigyelés), de azonos fészekből származó hangyaegyedek közt végeztünk agresszivitás teszteket. A festés esetleges hatását az interakciókra egy-egy, azonos fészekből származó jelöletlen dolgozóval teszteltük.

**Adatelemzés** Az agresszivitás tesztek adatainak statisztikai értékelésekor az észlelt interakciók százalékos arányával számoltunk. A kivitelezéshez az SPSS for Windows 12.0 programcsomagot használtuk. Az elemzés minden esetben az adatsorok normalitásának Kolmogorov-Smirnov teszttel való ellenőrzésével indult. Mivel adataink nem normál eloszlásúnak bizonyultak, a továbbiakban nem paraméteres eljárásokat választottunk. Az egyes helyszínekről származó adatsorok analíziséhez használt statisztikai eljárásokat és azok részleteit a 3.1. és 3.2. fejezetekben ismertetem.

### **2.3.3. Kompetíciós viszonyok feltérképezése csalétkezéssel és csalétek nélküli arénás megfigyelésekkel**

Mesterséges táplálékfoltok kihelyezését számos vizsgálatban alkalmazták a hangyák táplálkozási stratégiáinak és kompetíciós viszonyainak feltárására (Pisarski 1982d, Risch és Carroll 1982, Vepsäläinen és Pisarski 1982, Sudd és Sudd 1985, Gallé 1991, Gallé és mtsai. 1998, Cerdá és mtsai. 1998, Holway 1999, Yanoviak és Kaspari 2000, Albrecht és Gotelli 2001, Markó és Kiss 2002, Sanders és Gordon 2003, Markó és Czechowski 2004, Czechowski és Markó 2005, Jordan és Blüthgen 2007, Rowles és O'Dowd 2007, Carpinetro és mtsai. 2008, Lessard és mtsai. 2009, Véle és mtsai. 2009, Wittman és Gotelli 2011, Cerdá és mtsai. 2012). Mivel a nagyobb méretű táplálékforrásokat érdemes védelmezni, a csalétek kihelyezésével interakciók bekövetkeztét válthatjuk ki (Markó és Czechowski 2004, Czechowski és Markó 2005, Markó 2005, Czechowski és Markó 2012) a módszer lehetővé teszi a közösség kompetíciós viszonyainak tisztázását (Vepsäläinen és Pisarski 1982, Gallé 1991, 1998, Holway 1999, Markó és Czechowski 2004, Markó 2005, Czechowski és Markó 2005, Lessard és mtsai. 2009, Czechowski és Markó 2012). Kizárólag mesterséges táplálékfoltok tanulmányozásával azonban nem lehet teljes képet kapni a hangyaközösség fajösszetételéről és azok viselkedéséről, főleg territoriális fajok tanulmányozásakor. A domináns fajok ugyanis nagy eséllyel szorítják ki a csalétekről a közösségben amúgy jelen levő, de a hierarchiában alattuk levő fajokat (Markó és Czechowski 2004, Czechowski és Markó 2005, Markó 2005, Czechowski és Markó 2012). Hogy minél teljesebb képet alkothassunk a hangyaközösség tagjainak táplálékkereső viselkedéséről, a csalétkes vizsgálatokat a hangyák viselkedésének csalétek nélküli arénákon történő megfigyelésével egészítettük ki.

A vizsgálati helyszíneken a csalétkes és csalétek nélküli megfigyelőpontok kijelölése hasonló módszerrel történt, attól függő elrendezésben, hogy a vizsgált populáció monodómuszos vagy polidómuszos kolóniákból állt.



**2.3.3.1. ábra:** A megfigyelési pontok elrendezése egy monodómuszos kolónia körül. A távolságokat méterben adtuk meg

Ha az agresszivitási tesztek során egy kolónia monodómuszosnak bizonyult, a kolónia köré spirál alakban hat megfigyelőpontot helyeztünk ki (2.3.3.1. ábra). A vizsgálandó kolóniákat sorsolással választottuk ki. A megfigyelőpontok középpontjának távolsága a kolónia szélétől fél méterenként nőtt. Az első csalétek helyét valamint azt, hogy a többi csalétek kihelyezése az óramutató járásának megfelelően vagy ellentétesen történjen, random módon döntöttük el, véletlen számgenerátor segítségével. Az 1.-3. megfigyelőpontok tengelyével  $90^0$ -os szöget zárt be a 2.-4. megfigyelőpontok tengelye. Az utolsó két megfigyelőpont helye az 1.-3. és 2.-4. megfigyelőpontok tengelye közé lett kijelölve, annak érdekében, hogy egy tengelyre két megfigyelőpont ne kerüljön. Ennek főleg a csalétkes megfigyelésekkor volt jelentősége, így akartuk minimálisra csökkenteni annak az esélyét,

hogy a fészkekhez közelebb eső csalétek „kifogja” a hangyákat az ugyanazon tengelyen levő távolabb eső csalétek előtt.

A polidómuszosnak bizonyult kolóniák nagy részénél a fészkek sűrűsége nem tette lehetővé ezt az elrendezési módot, ezért minden megfigyelőpont helyét külön jelöltük ki. A terület térképére 0,5×0,5 méteres négyzethálót vetítettünk és random módon választottuk ki, hogy a pontok mely négyzetekbe kerüljenek. Hogy a megfigyelőpont ne fészkekre kerüljön, azokat a négyzeteket, amelyben fészkek is volt, kizártuk. A négyzetek oldalainak középpontját összekötő egyenestől véletlen számgenerátor segítségével döntöttük el, hogy pontosan hol legyen a csalétek lap középpontja.

Az észleléseket 20 percenként végeztük 3 órán keresztül, egy megfigyelés egy percig tartott. Az észlelés alatt feljegyeztük a megjelenő fajok egyedszámát és a köztük előforduló esetleges interakciókat. Két típusú negatív interakciót különböztettünk meg: a direkt agressziót és az elriadási reakciót. Direkt agresszió esetén az egyik egyed aktívan rátámadt egy másikra. Elriadási reakcióként értékeltünk olyan találkozásokat, amikor az egyik egyed a másik bármilyen agresszív megnyilvánulása nélkül elmenekült. Az esetleges pozitív interakciókat (kölsönös etetés) szintén feljegyeztük.

A megfigyelésekre minden vizsgálati területünkön tavasszal és nyáron is sor került. Tekintettel arra, hogy mindkét célfajra jellemző a levéltetű-gondozás, a tavaszi megfigyeléseket rügyfakadás előttre időzítettük. Ennek szintén a csalétkes megfigyeléseknél volt jelentősége. Így a célfajok viselkedését a táplálékforrásként hasznosított mézharmatot termelő levéltetvek megjelenése előtt is vizsgálhattuk, elkerülve ezzel a levéltetű kolóniák okozta esetleges interferenciát.

A csalétek nélküli arénás vizsgálatok alkalmával a kijelölt pontok 20×20 centiméter területű négyzet alakú arénák középpontjai lettek. Csalétkes vizsgálatokkor a megfigyelőpontokra 10 centiméter átmérőjű zöld színű, kör alakú kartonból készített lapokat helyeztünk ki. A lapok közepére tettük a nagyjából 1 centiméter átmérőjű táplálék keveréket. Tekintve, hogy az egyes hangyafajok táplálékpreferenciája évszaktól függően változhat, tanácsos a kihelyezett stabil táplálékforrást valamilyen fehérje és szénhidrát keverékéből összeállítani (Savolainen és Vepsäläinen 1988, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Markó és Kiss 2002, Kiss és Markó 2003, Markó és Czechowski 2004, Czechowski és Markó 2005, Markó 2005, Markó és Czechowski 2012). Az általunk kivitelezett csalétkezés során sós, tört tonhalat kevertünk vegyes virágmézzel. Egy csalétek lapot csak egy alkalommal használtunk fel.



**Adatelemzés** Mivel ennél a típusú vizsgálatnál az ugyanazon a ponton, egymásután feljegyzett adatok nem függetlenek egymástól, a statisztikai feldolgozáshoz Poisson eloszlású Általánosított Lineáris Kevert Modellt (*Generalized Linear Mixed Model* – GLMM) használtunk.

A különböző hangyafajok dolgozó eloszlásának a többi faj egyedszámától és a célfajok legközelebbi fészeknek távolságától való függését vizsgáltuk. A fix tényezők a különböző fajok egyedszámai és a célfaj legközelebbi fészekétől való távolság voltak.

A Hója erdei tisztáson végzett megfigyelések analízisékor a különböző évszakokban és ezen belül a megfigyelőpontokon végzett ismétléseket random tényezőként kezeltük. A modell elkészítésekor minden észlelést figyelembe vettünk.

A Kolozsvári Szénafüvek adatainak elemzésekor az előzőleg említetten kívül random faktorként szerepelt még a különböző kolóniák körül végzett ismétlések sora is. Itt minden esetben jnálcsak azokat az észleléseket vettük figyelembe, amelyek olyan kolónia körül zajlottak, ahol a modell alanyaként szereplő faj legalább egy alkalommal előfordult.

A *Formica exsecta* fészekkomplexumok területéről származó adatok elemzésekor azokat az észleléseket vettük figyelembe, amelyek olyan területen zajlottak, ahol a modell által elemzett faj előfordult legalább egyszer. Fix tényezőként a különböző fajok észlelésenkénti egyedszámát és a legközelebbi *Formica exsecta* fészektől való távolságot építettük a modellbe, míg a különböző évszakokban, egyes, területeken és megfigyelési pontokon végzett ismétléseket kezeltük random faktorként. Az adatok statisztikai feldolgozását az R 2.9.1 statisztikai programcsomaggal (R Development Core Team 2010) végeztük.

### 3. Eredmények

#### 3.1. Fordított 'dear enemy' jelenség a *Formica pratensis* Kolozsvári Szénafüveken élő populációjánál és szuperkolónia a Hója erdő tisztásán

Az agresszivitási teszttel első feladatunk annak megállapítása volt, hogy az általunk vizsgált *Formica pratensis* populációkat mono- vagy polidómuszos, esetleg mindkét típusú fészkek alkotják-e. Ez után tanulmányoztuk, hogy van-e összefüggés az agresszivitás szint és a tesztelt fészkek egymástól való távolsága között.

Munkánk során, a Kolozsvári Szénafüveken összesen 198 (3.1.1. táblázat), a Hója erdőben 102 (3.1.2 táblázat) agresszivitási tesztet végeztünk el. A tesztelt fészkepárokat három csoportba osztottuk:

- (1.) elsőrendű szomszédok (a tesztelt fészkek közvetlen szomszédok és a fészkek közti távolság nem haladta meg a 20 métert);
- (2.) távoli szomszédok ugyanarról a területről (a két tesztelt fészkek között egy vagy több másik fészkek helyezkedett el és a közöttük levő távolság meghaladta a 30 métert);
- (3.) különböző vizsgálati területekről származó, nem szomszédos fészkek (a tesztelt fészkek közötti távolság minden esetben több mint 300 méter volt).

A Hója erdei populáció esetében csak az első két csoport volt felállítható, mert a közelben más tesztelhető *Formica pratensis* fészkek komplexumot a vizsgálati periódusban nem találtunk.

**3.1.1. táblázat:** Különböző típusú agresszivitástesztetek száma a Kolozsvári Szénafüveken

	Tavaszi		Nyári	
	közeli szomszéd	távoli szomszéd	közeli szomszéd	távoli szomszéd
<b>Fészkek komplexumon belül</b>	28	27	30	20
<b>Különböző fészkek komplexumok közt</b>	23		29	
<b>Jelöletlen</b>	17		-	
<b>Fészken belül</b>	-		24	

A statisztikai feldolgozás során a Kolozsvári Szénafüvekről származó adatok esetében Kruskal-Wallis tesztel hasonlítottuk össze a különböző távolságra elhelyezkedő fészkek hangyái között észlelt interakció típusok százalékos arányát, majd ahol különbséget találtunk

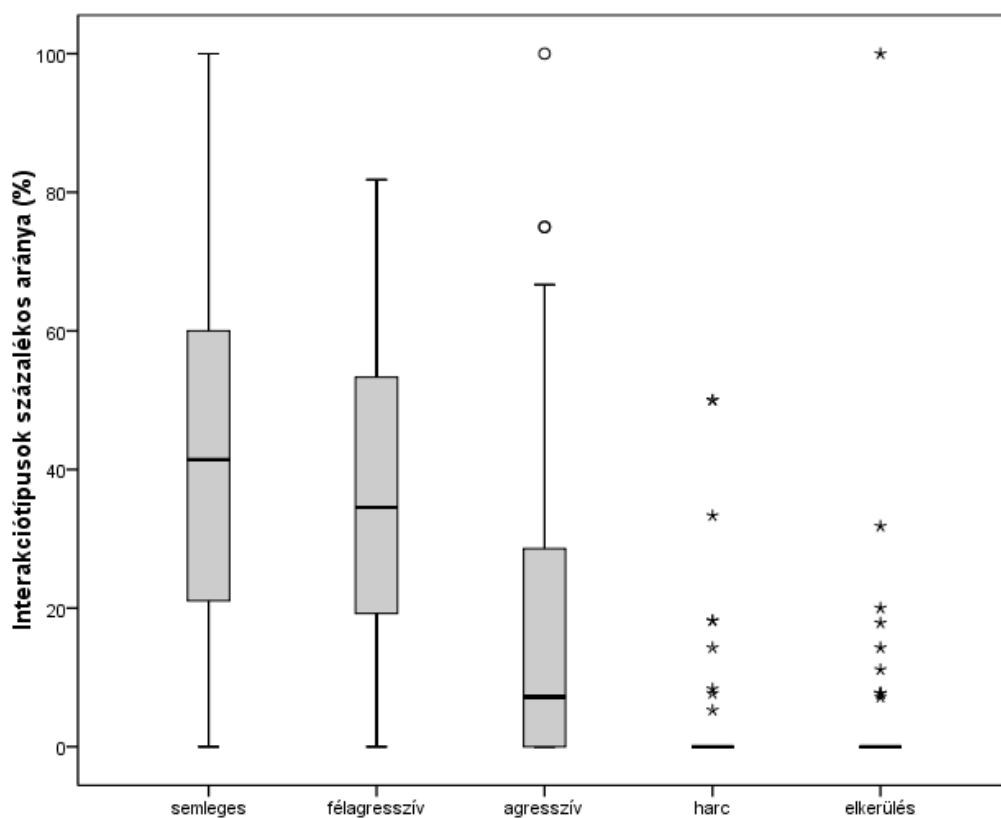
Mann-Whitney U teszt segítségével páronként is összehasonlítottuk a csoportokat. A *post-hoc* összehasonlításokból származó statisztikai hibák kiküszöbölése érdekében Bonferroni korrekciót végeztünk (Rice 1989). A Hója erdei adatoknál Mann-Whitney U tesztel hasonlítottuk össze a két csoportnál illetve tavasszal és nyáron megfigyelt interakció típusok százalékos arányát.

A jelölés esetleges hatásának kiszűrésére ugyanabból a fészekpárból származó jelölt és jelöletlen dolgozókkal végzett agresszivitási tesztek eredményeit szintén Mann-Whitney U tesztel hasonlítottuk össze. Egyik vizsgált populáció esetében sem találtunk különbséget az észlelt interakciók százalékos arányában festett és festetlen dolgozókkal végzett tesztek közt (3.1.3. táblázat). Kijelenthetjük tehát, hogy a körömlakkal való jelölés nem okozott változást a *Formica pratensis* agresszív magatartásában.

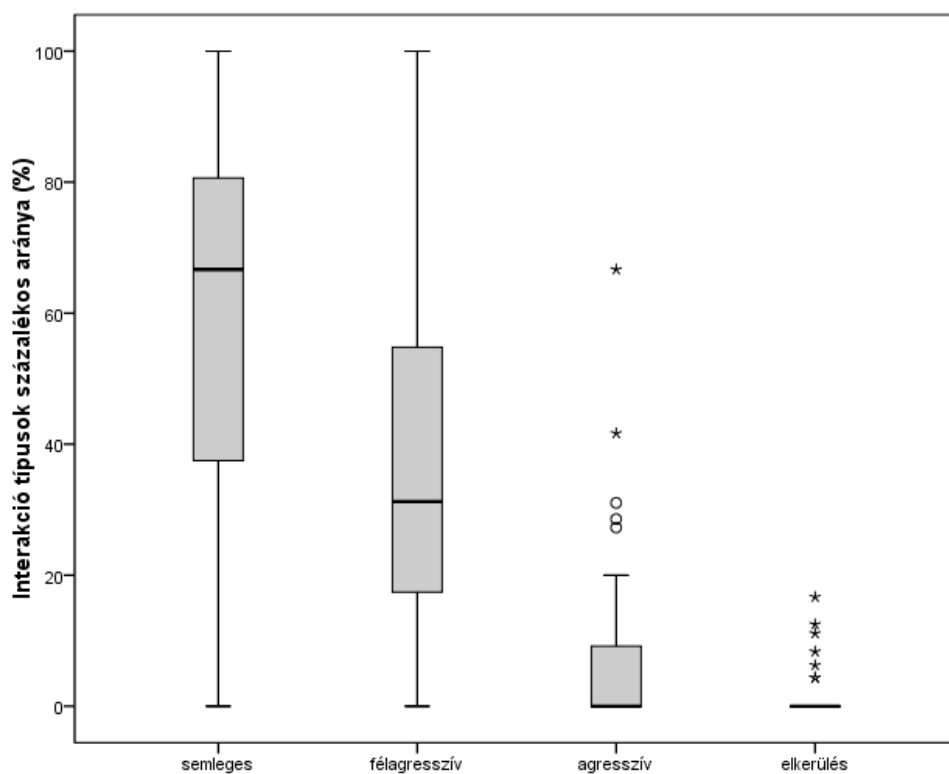
**3.1.3. táblázat** Jelölt és jelöletlen dolgozók között végzett agresszivitási tesztek során észlelt interakció típusok százalékos arányainak összehasonlítása (Mann-Whitney U teszt,  $N_{\text{Kolozsári Szénafüvek festett}}=17$ ,  $N_{\text{Kolozsári Szénafüvek festetlen}}=17$ ,  $N_{\text{Hója erdei tisztás festett}}=16$ ,  $N_{\text{Hója erdei tisztás festetlen}}=16$ )

interakció típus	Kolozsári Szénafüvek		Hója erdei tisztás	
	festett vs. festetlen	z	festett vs. festetlen	z
<b>semleges</b>	=	-0,293	=	-0.366
<b>pozitív</b>	-	-	=	-0.044
<b>félagresszív</b>	=	-0,189	=	-0.173
<b>agresszív</b>	=	-1,632	-	-
<b>elriadás</b>	=	-0,207	-	-

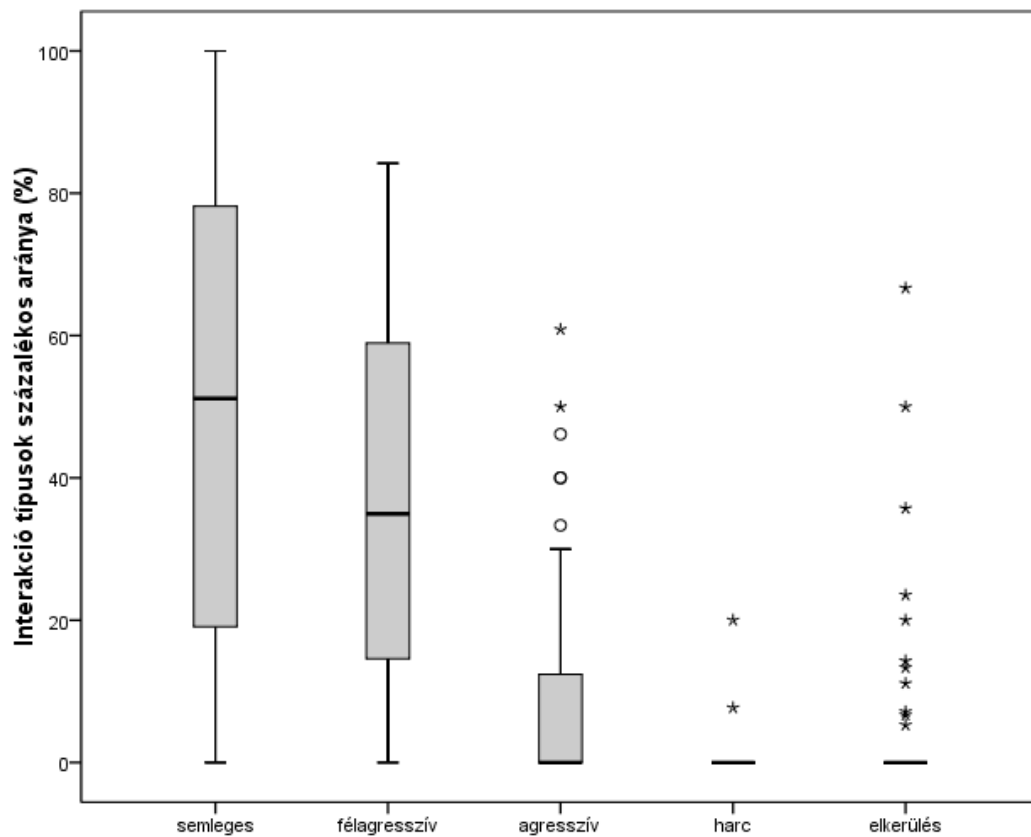
A két terület *Formica pratensis* populációja között az agresszivitási szintben jelentős különbségek voltak. A Kolozsári Szénafüveken minden elvégzett teszt alkalmával a fészken belülieket kivéve, sok negatív interakciót észleltünk, sok volt köztük agresszív, előfordult harc is. Többször is tapasztaltuk azt, hogy a dolgozók elkerülik egymást (3.1.1. ábra, 3.1.2. ábra, 3.1.3. ábra). Ezzel szemben a Hója erdei populáció esetében ritka volt a negatív interakció és ezek többsége is félagresszív interakció, egy alkalommal kölcsönös etetést is tapasztaltunk (3.1.4. ábra, 3.1.5. ábra).



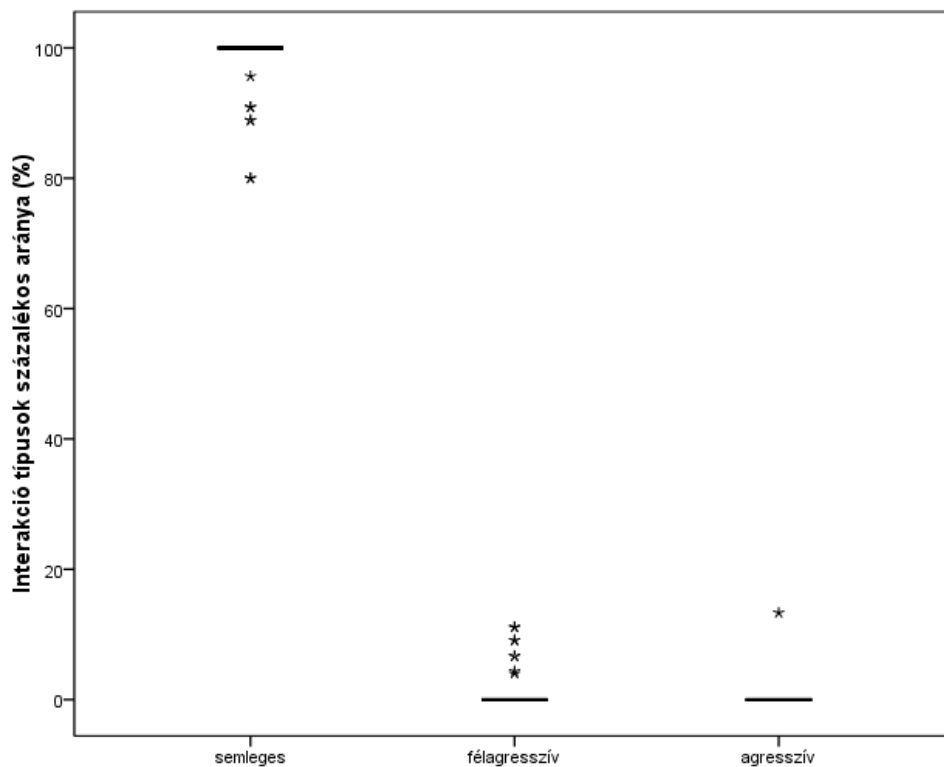
**3.1.1. ábra** Közeledő szomszédok között végzett agresszivitási tesztek során észlelt interakciók százalékos aránya a Kolozsvári Szénafüveken (N= 58)



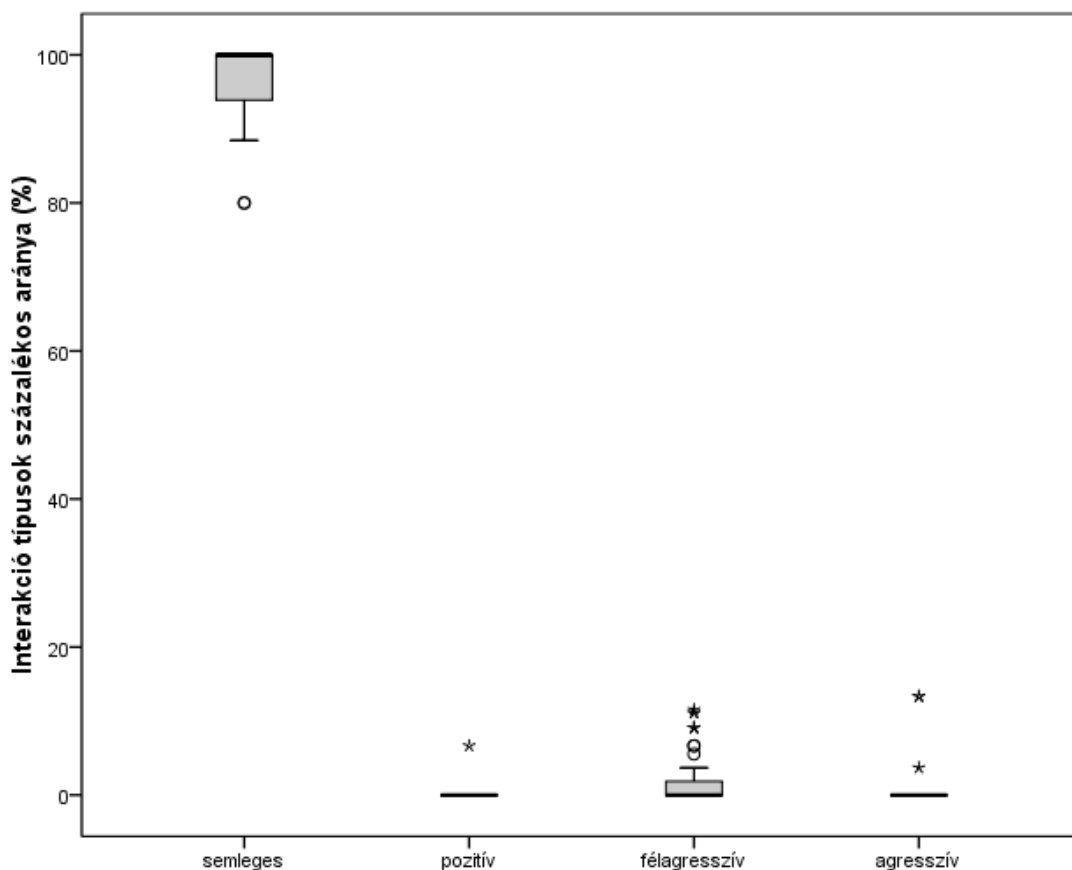
**3.1.2. ábra** Távoli szomszédok között végzett agresszivitási tesztek során észlelt interakciók százalékos aránya a Kolozsvári Szénafüveken (N= 47)



**3.1.3. ábra** Különböző fészekkomplexumok között végzett agresszivitási tesztek során észlelt interakciók százalékos aránya a Koložsvári Szénafüveken (N= 52)



**3.1.4. ábra** Közeli szomszédok között végzett agresszivitástesztek során észlelt interakciók százalékos aránya a Hója erdőben (N= 36)

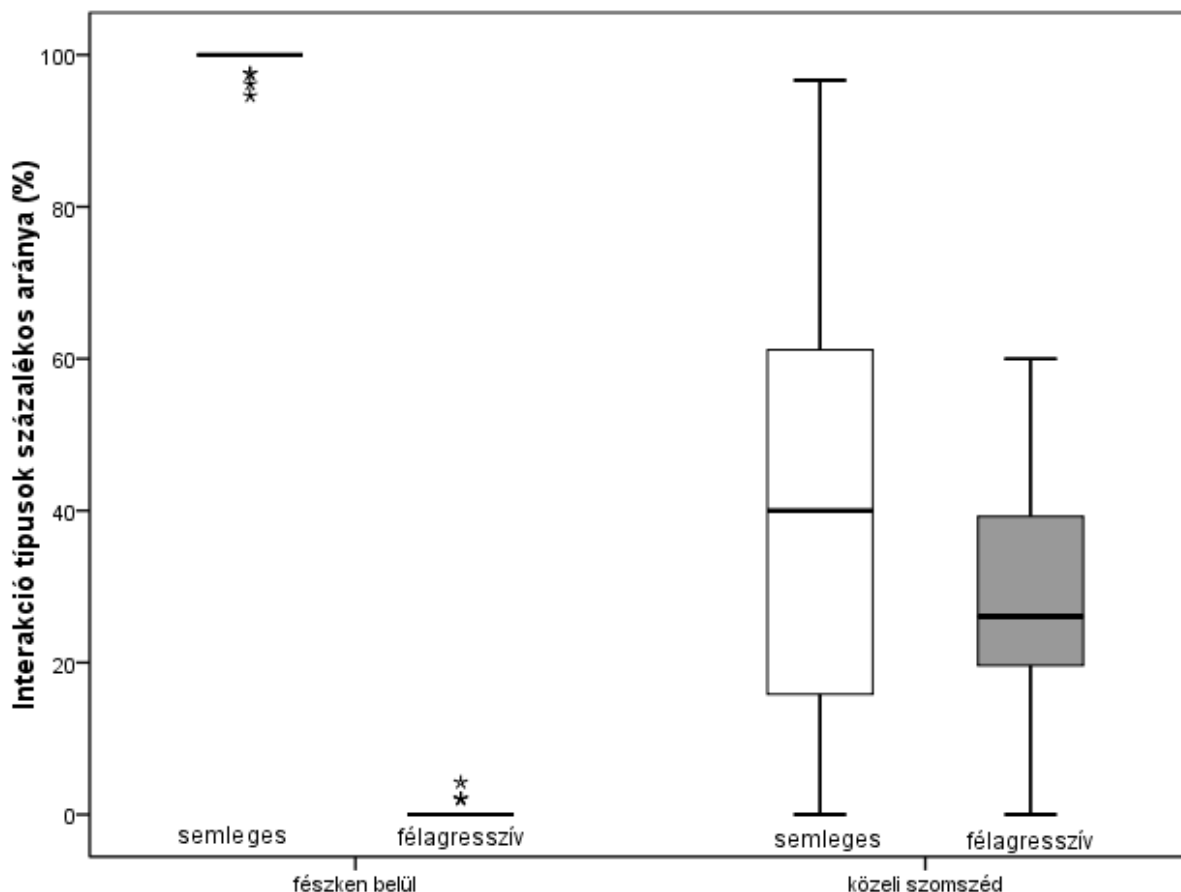


**3.1.5. ábra** Távoli szomszédok között végzett agresszivitásteszték során észlelt interakciók százalékos aránya a Hója erdőben (N= 35)

Annak megállapítására, hogy a vizsgált fészekomplexumok szuperkolóniát alkotnak-e vagy sem, az ugyanabban az időpontban, közeli szomszédok közt végzett agresszivitási tesztek eredményeit összehasonlítottuk a fészken belüli agresszivitásteszték eredményeivel. A Kolozsvári Szénafűvek *Formica pratensis* populációjánál szignifikánsan nagyobb volt a semleges interakciók aránya fészken belül (3.1.6. ábra). Minden esetben a tesztelt közeli szomszédos fészkek hangyái közt számos negatív interakciót észleltünk, míg a fészkeken belüli teszteknel csupán néhány félagresszív interakció fordult elő. A semleges interakciók aránya szignifikánsan nagyobb, a félagresszívéké szignifikánsan kevesebb volt fészken belül, mint a közeli szomszédok közt (3.1.6. ábra). Ezek alapján feltételezhetjük, hogy nem találtunk polidómuszos fészkeket, a vizsgálatunk ideje alatt a fészekomplexumot monokalik fészkek alkották.

A Hója erdei tisztás populációja esetében azonban a közeli fészkek hangyái ugyanolyan toleránsan viselkedtek egymással, mint a fészektársak. Habár a közeli szomszédok között három alkalommal félagresszív interakciót is észleltünk, míg fészektársak közt csak semleges interakciók fordultak elő, a semleges interakciók aránya szignifikánsan

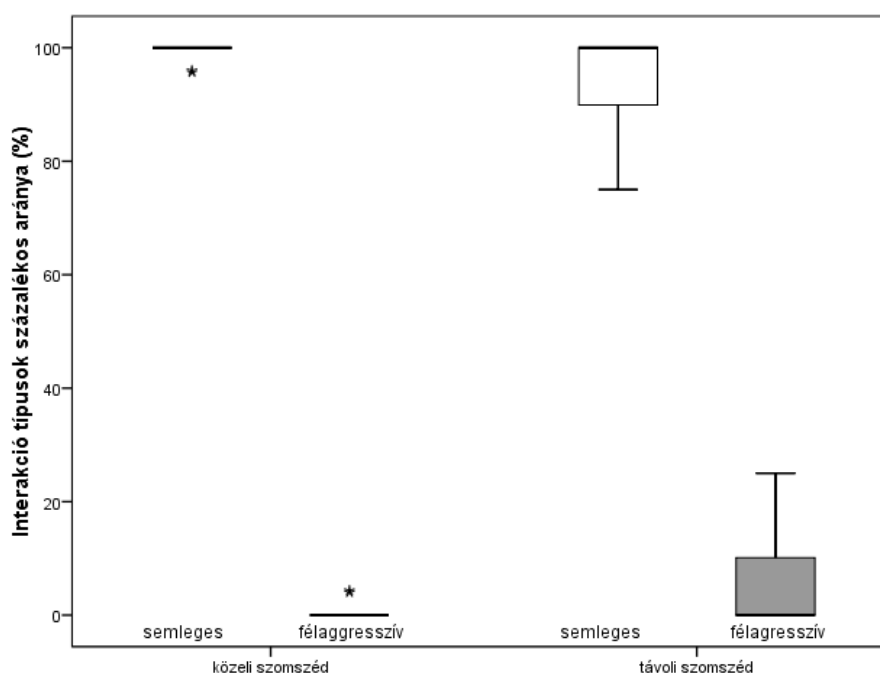
mégsem különbözött a kétféle tesztnél (Mann-Whitney U test,  $N_{\text{közeli fészkek közt}}=15$ ,  $N_{\text{fészken belül}}=15$ ,  $\text{medián}_{\text{közeli fészkek közt}}=100$ ,  $\text{medián}_{\text{fészken belül}}=100$ ,  $z_{\text{semleges}}=-1,438$ ,  $p_{\text{semleges}}=0,150$ ). A Hója erdei populációt tehát egy polidómuszos kolónia alkotja.



**3.1.6. ábra** Különböző típusú interakciók százalékos arányainak összehasonlítása fészken belül (1) és közeli szomszéd fészkek (2) között a Kolozsvári Szénafüveken (Mann-Whitney U teszt,  $N_{\text{fészken belül}}=24$ ,  $N_{\text{közeli szomszéd}}=15$ ,  $z_{\text{semleges}}=-5,524$ ,  $p_{\text{semleges}}=0,000$ ,  $z_{\text{félagresszív}}=-4,821$ ,  $p_{\text{félagresszív}}=0,000$ )

Annak kiderítésére, hogy van-e különbség a közelebbi és távolabbi szomszédok egymáshoz viszonyulásában, összehasonlítottuk a különböző távolságokra fekvő fészkek között végzett agresszivitástesztetek alkalmával tapasztalt interakciók százalékos arányait. Mivel ismert, hogy a vöröshangyáknál, közöttük a *Formica pratensis*-nél is az agresszivitást érintő szezonális különbségek vannak (Beye és mtsai. 1998, Pirk és mtsai. 2001) a tavasszal és nyáron végzett agresszivitástesztetek eredményeit külön kezeltük a statisztikai feldolgozás során.

A Hója erdőben a tavaszi agresszivitásteszték alkalmával a távolabbi fészkek hangyái között szignifikánsan több volt a félagresszív és kevesebb a semleges interakció mint a közeli szomszédok közt (3.1.7. ábra). Ugyanezt az összefüggést nyáron azonban nem sikerült kimutatni. A semleges és pozitív illetve a félagresszív és agresszív interakciók egyesített aránya egyforma lett a közeli és távoli szomszédok közt végzett teszteknel (Mann-Whitney U teszt,  $N_{közeli}=20$ ,  $N_{távoli}=19$ ,  $z_{semleges+pozitív}=-0,860$ ,  $z_{semleges+pozitív}=0,352$ ,  $z_{félagresszív+agresszív}=-0,860$ ,  $p_{félagresszív+agresszív}=0,352$ ).

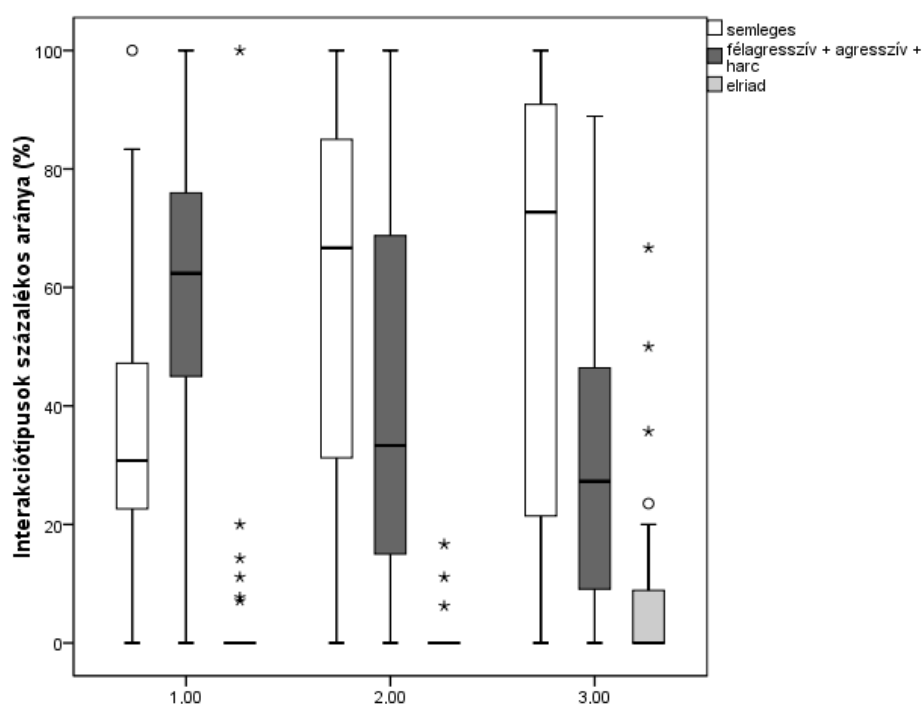


**3.1.7. ábra** Különböző típusú interakciók százalékos arányainak összehasonlítása közeli (1) és távoli (2) szomszéd fészkek között a Hója erdei tisztáson tavasszal (Mann-Whitney U teszt,  $N_1=16$ ,  $N_2=16$ ,  $z_{semleges}=-1,858$ ,  $p_{semleges}=0,04$ ,  $z_{félagresszív}=-1,858$ ,  $p_{félagresszív}=0,04$ )

A Kolozsvári Szénafüveken szintén találtunk távolságfüggő különbséget a távolabbi és közeli fészkek agresszivitás szintje közt. Tavasszal a közelebbi szomszédok agresszívakabban viselkedtek egymással, mint az ugyanazon terület távolabbi szomszédjai és a különböző területről származó hangyák. A semleges interakciók százalékos aránya szignifikánsan alacsonyabb, a negatív interakciók összevont százalékos aránya magasabb volt az elsőrendű szomszédok közt, mint a másodrendű szomszédok és a különböző területről származó hangyák közt végzett tesztek esetében (3.1.8 ábra, 3.1.6. táblázat). Az elkerülés ugyanolyan arányban jelent meg mind a három tesztkombináció esetében (3.1.8 ábra). A távolabbi szomszédok és a különböző területről származó dolgozók agresszivitás szintje közt nem



találtunk különbséget (3.1.6. táblázat). Nyáron a távolságfüggő agresszivitást a Kolozsvári Szénafüveken sem tudtuk kimutatni (Kruskal – Wallis teszt,  $N_{\text{közeli szomszéd}} = 30$ ,  $N_{\text{távoli szomszéd}} = 20$ ,  $N_{\text{különböző területek közt}} = 29$ ,  $\chi^2_{\text{semleges}} = 3,005$ ,  $p_{\text{semleges}} = 0,223$ ,  $\chi^2_{\text{fél-agresszív+agresszív+harc}} = 2,605$ ,  $p_{\text{fél-agresszív+agresszív+harc}} = 0,272$ ,  $\chi^2_{\text{elkerülés}} = 0,294$ ,  $p_{\text{elkerülés}} = 0,863$ ).



**3.1.8. ábra** Különböző távolságra élő dolgozók közötti interakció típusok százalékos aránya tavasszal. A tesztelt hangyák 1 – közeli szomszédok, 2 – távoli szomszédok ugyanazon a területen, 3 – különböző területről származnak (Kruskal – Wallis teszt,  $N_1 = 28$ ,  $N_2 = 27$ ,  $N_3 = 23$ ,  $\chi^2_{\text{semleges}} = 9,210$ ,  $p_{\text{semleges}} = 0,01$ ;  $\chi^2_{\text{fél-agresszív + agresszív + harc}} = 10,380$ ,  $p_{\text{agresszív}} = 0,006$ ;  $\chi^2_{\text{elkerülés}} = 3,481$ ,  $p_{\text{elkerülés}} = 0,175$ ).

**3.1.6. táblázat** Különböző távolságokban élő dolgozók közötti interakció típusok százalékos arányának összehasonlítása tavasszal. A tesztelt hangyák 1 – közeli szomszédok, 2 – távoli szomszédok ugyanazon a területen, 3 – különböző területről származnak (Mann-Whitney U teszt,  $N_1 = 28$ ,  $N_2 = 27$ ,  $N_3 = 23$ )

	1 vs. 2	$z_{1,2}$	1 vs. 3	$z_{1,3}$	2 vs. 3	$z_{2,3}$
semleges	<	-2,641*	<	-2,535*	=	-0,332
fél-agresszív+ agresszív+ harc	>	2,132*	>	-3,155**	=	-0,974

pBonferroni korrekció után \* < 0,05, \*\* < 0,005

### 3.2. Gyenge intraspecifikus agresszivitás *Formica exsecta* Nyl. (Hymenoptera: Formicidae) szuperkolóniák között

A vaslábi Fenék rétláp környékén több *Formica exsecta* fészekomplexum is található, ezért itt alkalmunk volt az egyes szuperkolóniák közötti konfliktusok erősségének földrajzi távolságtól való függését is vizsgálni. A munka terepen végzett része során összesen 355 agresszivitás tesztet végeztünk különböző kombinációkban (3.2.1. táblázat):

- (1.) fészekomplexumon belül
- (2.) szomszédos fészekomplexumok közt
- (3.) távoli fészekomplexumok közt

A módszerek leírásánál említett fészken belüli illetve jelöletlen hangyákkal végzett kontroll vizsgálatokat természetesen itt is elvégeztük. A statisztikai feldolgozás során az észlelt interakció típusok százalékos arányát hasonlítottuk össze Mann-Whitney U teszt segítségével.

**3.2.1. táblázat:** Különböző típusú agresszivitásteszték száma (római számmal a fészekomplexumok számát jelöltük)

	Tavaszi			Nyári		
	I.	II	III	I	II	III
<b>Fészekomplexumon belül</b>	3	2	1	22	42	33
<b>Közel fészekomplexumok közt</b>		42			42	
<b>Távoli fészekomplexumok közt</b>		42			55	
<b>Jelöletlen</b>		-			18	
<b>Fészken belül</b>					23	

A jelölés esetleges hatásának kiszűrésére az azonos fészekpárokból származó jelölt és jelöletlen dolgozókkal végezett agresszivitás tesztek látott interakció típusok százalékos arányainak összehasonlítása után kijelenthetjük, hogy a festés a *Formica exsecta* dolgozók agresszív magatartását sem befolyásolta. A semleges, fél-agresszív és agresszív interakciók százalékos aránya nem különbözött szignifikánsan a jelölt és jelöletlen hangyákkal végzett tesztek között (Mann-Whitney U teszt,  $\text{medián}_{\text{semleges festett}} = 98,076$ ,  $\text{medián}_{\text{semleges festetlen}} = 100$ ,  $z_{\text{semleges}} = -0,274$ ,  $p_{\text{semleges}} = 0,784$ ,  $\text{medián}_{\text{félagresszív festett}} = 0$ ,  $\text{medián}_{\text{félagresszív festetlen}} = 0$ ,  $z_{\text{félagresszív}} = -0,468$ ,  $p_{\text{félagresszív}} = 0,640$ ,  $\text{medián}_{\text{agresszív festett}} = 0$ ,  $\text{medián}_{\text{agresszív festetlen}} = 0$ ,  $z_{\text{agresszív}} = -0,206$ ,  $p_{\text{agresszív}} = 0,837$ ,  $N_{\text{festett}} = 18$ ,  $N_{\text{festetlen}} = 18$ ). A kontrolteszték közben más interakció típust nem észleltünk.

Feltételezésünk alapján, ha az egyes vizsgálati területek fészekkomplexumai szuperkolóniák, a tesztelt dolgozók ugyanolyan toleránsan viselkednek egy ugyanazon fészekkomplexum másik fészkeből származó társukkal, mintha fészektársuk lenne. Ennek bizonyítására összehasonlítottuk a fészken belüli agresszivitás szintet az egy fészekkomplexumon belül tapasztalttal. Mindkét kombinációban az interakciók döntő többsége semleges volt és nem találtunk szignifikáns eltérést ezek százalékos arányában (Mann-Whitney U,  $\text{medián}_{\text{fészken belül}} = 100$ ,  $\text{medián}_{\text{fészekkomplexumon belül}} = 100$ ,  $N_{\text{fészken belül}} = 23$ ,  $N_{\text{fészekkomplexumon belül}} = 23$ ,  $z_{\text{semleges}} = -0,353$ ,  $p_{\text{semleges}} = 0,724$ ). Habár mindkét esetben észleltünk néhány fél agresszív interakciót, ezek száma olyan kevés volt, hogy nem volt értelme statisztikai elemzést végezni. Más interakció típus ezen tesztek alkalmával sem volt.

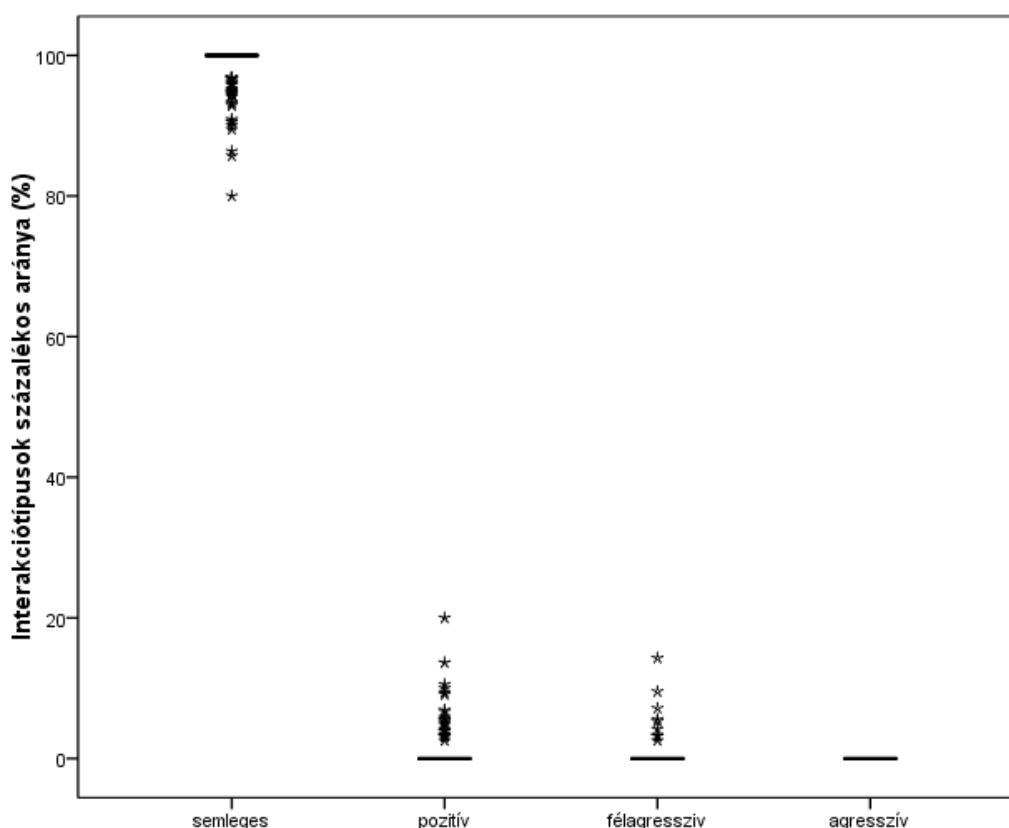
Mivel az I. vizsgálati terület a másik kettőtől messzebb helyezkedik el és a többitől a patak is elválasztja az itt élő fészekkomplexum önállónak tekinthető. A II. és III. vizsgálati terület közti távolság azonban kicsi, így annak bizonyítására, hogy az itt található fészekkomplexumok önálló egységet képeznek, összehasonlítottuk a fészekkomplexumon belüli agresszivitási szintet a fészekkomplexumok közöttivel. Amennyiben a különböző vizsgálati területről származó dolgozók agresszívak egymással, mint az egy fészekkomplexumon belül élők, bizonyítottak tekinthetjük, hogy önálló szuperkolóniák. Az adatokat elemezve kiderült, hogy mindegyik vizsgálati területen a dolgozók agresszívakban viselkednek az eltérő fészekkomplexumból származó hangyákkal, mint az azonos fészekkomplexumból származókkal. Fészekkomplexumon belül a semleges és pozitív interakciók összesített aránya szignifikánsan magasabb volt, mint a fészekkomplexumok közt (3.2.2 táblázat). Az összes agresszív interakció egyesített százalékos aránya viszont mindig magasabb volt fészekkomplexumok közt, mint fészekkomplexumon belül (3.2.2 táblázat).

**3.2.2. táblázat** A II. és III. fészekkomplexumokon belül és között végzett agresszivitástesztek során észlelt interakció típusok százalékos arányainak összehasonlítása (Mann-Whitney U teszt,  $N_{II}=55$ ,  $N_{III}=44$ ,  $N_{II\_III}=95$ )

interakció típus	II. vs. II._III.	$Z_{II. \text{ vs. II._III.}}$	III. vs. II._III.	$Z_{III. \text{ vs. II._III.}}$
semleges	>	<b>-2,414*</b>	=	-1,247
pozitív	=	-1,703	>	<b>-4,353***</b>
félagresszív	<	<b>-2,541*</b>	<	<b>-3,368**</b>
agresszív	<	<b>-2,587*</b>	<	<b>-2,354*</b>

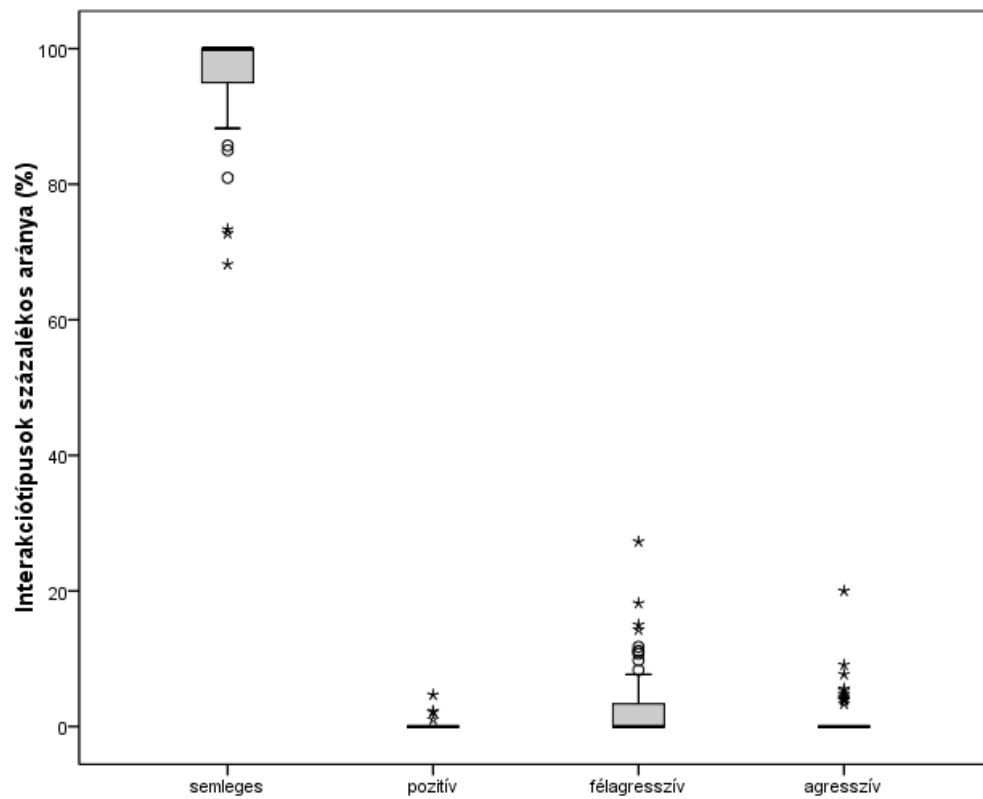
\* $p < 0,05$ , \*\* $p < 0,005$ , \*\*\* $p < 0,0005$

Fontos megállapítani a további elemzések kifejtése előtt, hogy a vizsgált *Formica exsecta* dolgozók egymással szembeni agresszivitási szintje még az egymástól távol elhelyezkedő szuperkolóniákból származó egyedek között is alacsony volt. A semleges interakciók százalékos aránya igen magas volt minden tesztkombináció esetében (3.2.1., 3.2.2., 3.2.3. ábra), pozitív interakcióval még különböző szuperkolóniákból származó dolgozók közt is találkoztunk (3.2.1., 3.2.2., 3.2.3. ábra). A negatív interakciók aránya viszont kevés volt (3.2.1., 3.2.2., 3.2.3. ábra), hosszas harcot összesen kétszer láttunk (3.2.3. ábra) és egyetlen interakció sem volt halálos kimenetelű.

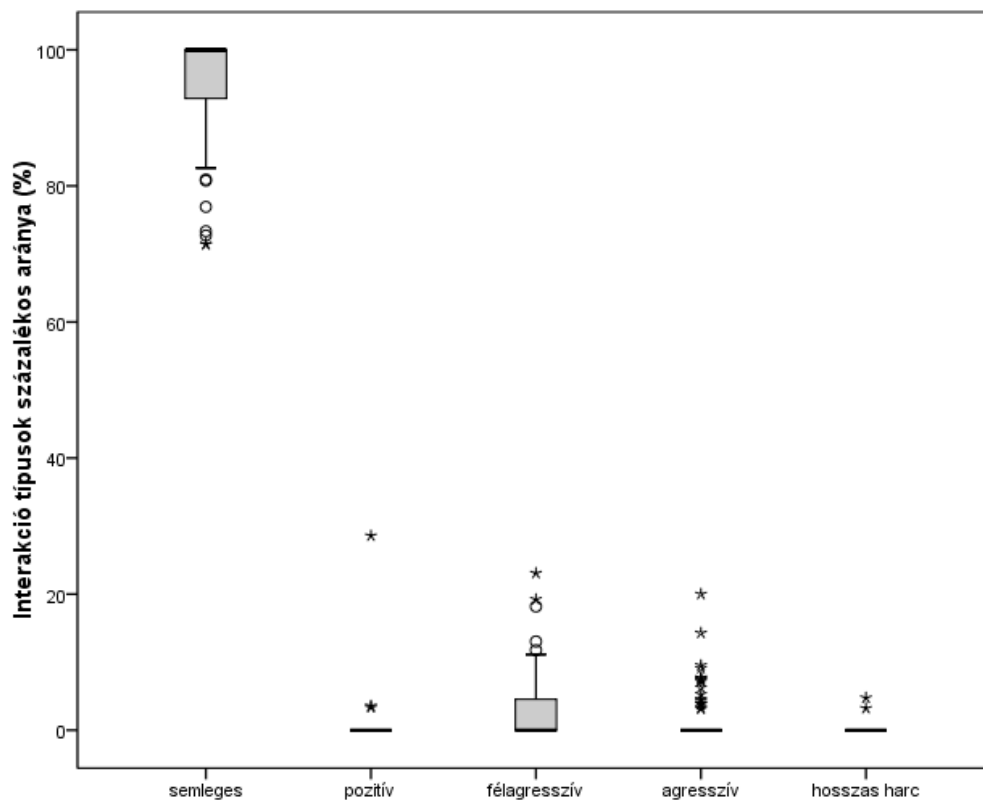


**3.2.1. ábra.** Fészekkomplexumon belül végzett agresszivitás tesztek során észlelt interakciók százalékos aránya (N= 130).

Az alacsony általános agresszivitás szint ellenére bizonyos különbségek mégis mutatkoztak a hangyák viselkedésében. Miután az egyes fészekkomplexumokon belüli agresszivitás szint nem különbözött a fészektársak közt tapasztaltaktól, azokat egy egységként kezeltük, mintha fészektársak lennének. A távolságfüggő agresszivitást megpróbáltuk a többfészkes rendszerek között vizsgálni, tehát a különböző távolságra fekvő – közvetlen szomszéd illetve egy nagyobb távolságra elhelyezkedő fészekkomplexumok hangyái között végzett tesztek eredményeit hasonlítottuk össze.

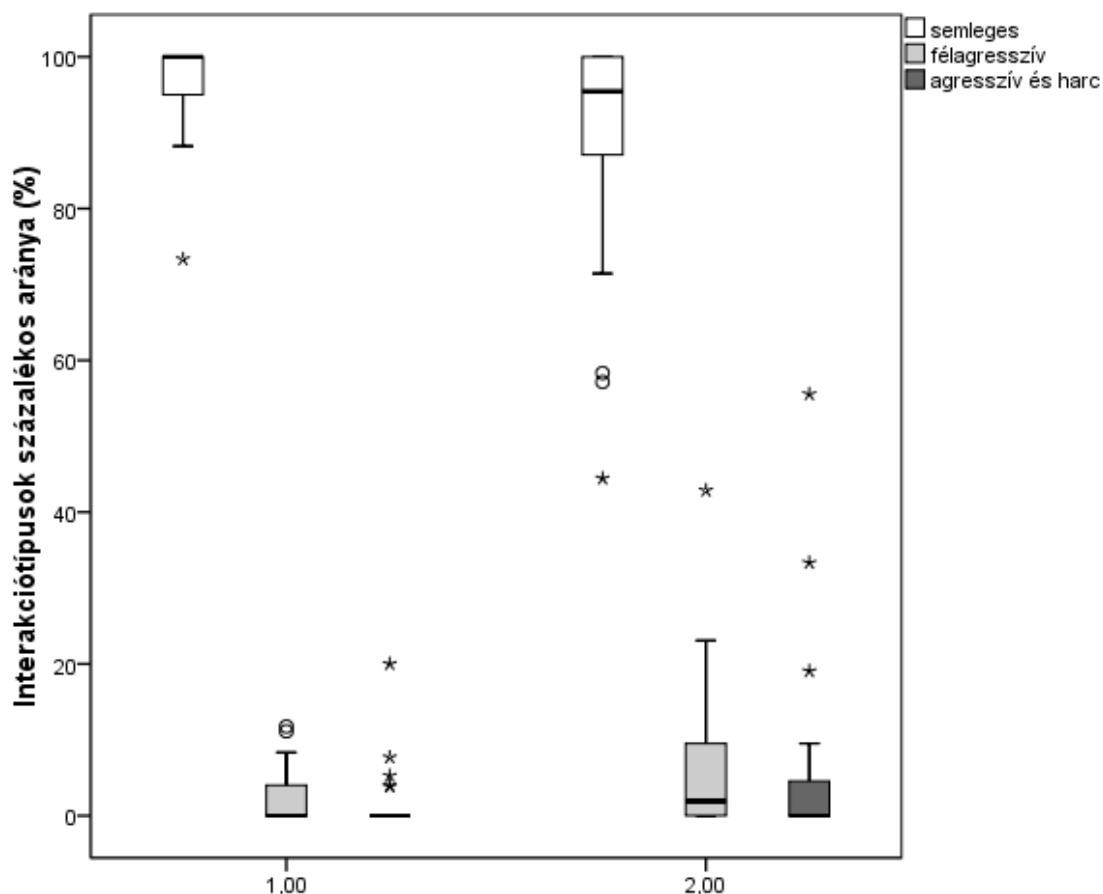


**3.2.2. ábra.** Közeli superkolóniák között végzett agresszivitásteszték során észlelt interakciók százalékos aránya (N= 95).



**3.2.3. ábra.** Távoli superkolóniák között végzett agresszivitásteszték során észlelt interakciók százalékos aránya (N= 95).

Eredményeink alapján tavasszal a közeli szuperkolóniák toleránsabbak egymással, mint a távoliak, szignifikánsan több semleges interakció fordult elő közeli szuperkolóniák egyedei közt (3.2.4. ábra). Ugyanakkor a félagresszív és agresszív interakciók aránya az egymástól távoli szuperkolóniák hangyái között volt szignifikánsan magasabb (3.2.4. ábra).



**3.2.4. ábra.** Különböző típusú interakciók százalékos arányainak összehasonlítása közeli (1) és távoli (2) szuperkolóniák között tavasszal (Mann-Whitney U teszt,  $N_1 = 40$ ,  $N_2 = 42$ ,  $z_{\text{semleges}}$  pozitív = -2,936,  $p_{\text{semleges}} = 0,003$ ,  $z_{\text{félagresszív}} = -2,347$ ,  $p_{\text{félagresszív}} = 0,01$ ,  $z_{\text{agresszív harc}} = -2,246$ ,  $p_{\text{agresszív harc}} = 0,02$ )

A tavaszi eredményekkel szemben nyáron semmilyen különbséget nem találtunk az egymástól különböző távolságra fekvő szuperkolóniák közti agresszivitás mértéke között. (3.2.3. táblázat).

Tekintve a csak tavasszal tapasztalható távolságfüggő agresszivitást, várható volt, hogy a szuperkolóniák agresszivitás szintjét érintő szezonális különbségeket is kimutathatunk. A távolságfüggő agresszivitás miatt külön hasonlítottuk össze a szuperkolóniákon belül,

közeli illetve távoli fészekomplexumok között tavasszal és nyáron végzett tesztek eredményeit.

**3.2.3. táblázat** Közeli és távoli fészekomplexumok dolgozói között észlelt interakció típusok százalékos arányainak összehasonlítása nyáron végzett agresszivitási tesztek során (Mann-Whitney U teszt,  $N_{közeli}=55$ ,  $N_{távol}=46$ )

	közeli vs. távoli	$Z_{II}$
<b>semleges</b>	=	-0,347
<b>pozitív</b>	=	-0,085
<b>félagresszív</b>	=	-0,221
<b>agresszív</b>	=	-0,959
<b>semleges + pozitív</b>	=	-0,210
<b>félagresszív + agresszív</b>	=	-0,726

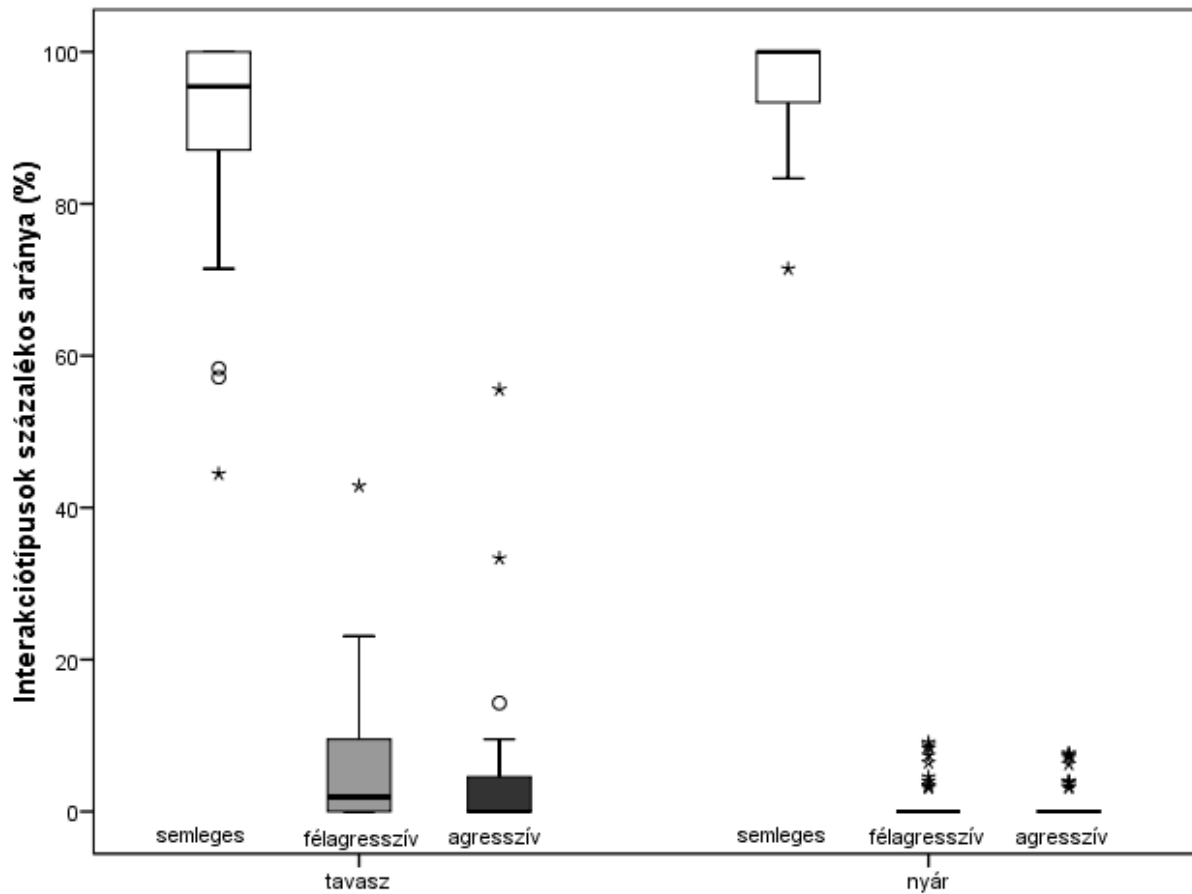
Szuperkolónián belül szignifikánsan kevesebb semleges és több pozitív interakciót láttunk nyáron, a félagresszív interakciók százalékos aránya azonban hasonló volt (3.2.4. táblázat). Ennek alapján a hangyák nagyobb hajlandóságot mutatnak a kölcsönös etetésre nyáron, mint tavasszal. A közeli szuperkolóniák hangyáinak agresszivitás szintjében nem találtunk különbséget a két évszak között (3.2.4. táblázat).

**3.2.4. táblázat** Tavasszal és nyáron észlelt interakció típusok százalékos arányainak összehasonlítása szuperkolónián belül valamint közeli szuperkolóniák között végzett agresszivitás tesztekénél (Mann-Whitney U teszt,  $N_{1.tavas}=40$ ,  $N_{1.nyár}=$ ,  $N_{2.tavas}=40$ ,  $N_{2.nyár}=55$ )

interakció típus	szuperkolónián belül (1)		közeli szuperkolóniák közt (2)	
	tavas vs. nyár	$Z_{belül}$	tavas vs. nyár	$Z_{közel}$
<b>semleges</b>	>	<b>-2,335*</b>	=	-0,828
<b>pozitív</b>	<	<b>-3,282*</b>	=	-1,733
<b>félagresszív</b>	=	-0.099	=	-0,276
<b>agresszív</b>	-	-	=	-0,265

\* $p < 0,05$

A távoli szuperkolóniák dolgozói azonban agresszívakban viszonyultak egymáshoz tavasszal, mint nyáron. Szignifikánsan magasabb volt a félagresszív és alacsonyabb a semleges interakciók aránya tavasszal. Az agresszív interakciókban nem találtunk különbséget a két évszak között (3.2.5. ábra).



**3.2.5. ábra.** Távoli szuperkolóniák hangyái között észlelt különböző típusú interakciók százalékos arányainak összehasonlítása nyári és tavaszi agresszivitástesztetek alkalmazásával, (Mann-Whitney U teszt,  $N_{nyár} = 197$ ,  $N_{tavasz} = 109$ ,  $z_{semleges} = -2,528$ ,  $p_{semleges} = 0,01$ ,  $z_{félagresszív} = -2,957$ ,  $p_{félagresszív} = 0,003$ ,  $z_{agresszív} = -1,048$ ,  $p_{agresszív} = 0,295$ )



### 3.3. Intenzív dominancia a Kolozsvár környéki *Formica pratensis* fészekomplexumok hangyaközösségeiben

A Kolozsvár melletti *Formica pratensis* fészekomplexumok területén uralkodó kompetíciós viszonyokat tisztázó csalétkes és csalétek nélküli vizsgálatok 2006 augusztusa és 2007 áprilisa között zajlottak. A megfigyeléseket három órás periódusokban végeztük, tavasszal az alacsony délelőtti hőmérséklet miatt délben, nyáron a magas nappali hőmérséklet elkerülése miatti alacsonyabb aktivitás elkerülése végett délelőtt. A megfigyelési pontokat a módszerek fejezetben közölt elvek alapján helyeztük ki és az észlelések az ott közölt módon történtek.

A két vizsgálati helyszínen a két évszakban a következő fajokat észleltük:

Szénafüvek: *Formica pratensis*, *Formica cunicularia*, *Formica rufibarbis*, *Lasius alienus*, *Tapinoma sp.*, *Tetramorium sp.*, *Myrmica specioides*, *Myrmica lobicornis*, *Myrmica sp.* és *Camponotus aethiops*;

Hója erdei tisztás: *Formica pratensis*, *Formica cunicularia*, *Lasius niger*, *Myrmica rubra*, *Tetramorium caespitum*, *Myrmica scabrinodis*.

A pontos azonosítást laboratóriumban, a megfigyelések után gyűjtött példányok alapján végeztük. Az adatfeldolgozás során az ugyanazon génusz, hasonló életmódot folytató fajainak egyedszámát összevontuk. Így jártunk el a *Serviformica* szubgénusz és a *Myrmica* génusz fajai esetében.

A *Formica pratensis* kolóniák mindkét vizsgálati helyszínen erősen dominálták az általuk használt táplálkozási területet, mindkét évszakban (3.3.1. táblázat, 3.3.2. táblázat, 3.3.3. táblázat, 3.3.4. táblázat, 3.3.5. táblázat, 3.3.6. táblázat). Pár kivételtől eltekintve minden megfigyelő ponton észleltünk *Formica pratensis* dolgozókat, mindkét vizsgálat típus alkalmával (3.3.1. táblázat, 3.3.2. táblázat, 3.3.3. táblázat). Tavasszal a megtalált táplálékforrások nagy részét monopolizálták és nyáron is magas volt a monopolizált táplálékforrások aránya a Hója erdőben (3.3.1 táblázat) és a Kolozsvári Szénafüveken egyaránt (3.3.3. táblázat).

Az előzetesen egy polidómuszos kolóniának bizonyult Hója erdei *Formica pratensis* populáció szintén erősen dominálta a közösséget. Tavasszal csalétek nélkül több megfigyelőponton is megfigyeltünk *Myrmica sp.* és *Formica cunicularia* dolgozókat, a kihelyezett táplálékforrásokat ennek ellenére nem tudták kiaknázni: csalétken egyetlen *Formica cunicularia* dolgozó jelent meg (3.3.1. táblázat). Nyáron mindkét vizsgálat típusnál

több megfigyelőponton is, több idegen faj egyedei is megjelentek, de általában alacsony volt az átlagos megfigyelésenkénti egyedszám (3.3.4. táblázat). A Hója erdőben egy, a *Formica pratensis* dolgozók által fel nem fedezett csalétket tudtak monopolizálni idegen faj dolgozói (3.3.1. táblázat).

**3.3.1. táblázat** A különböző fajok egyedei által felkeresett csalétek nélküli megfigyelőpontok száma és a felfedezett (F) illetve monopolizált (M) csalétek száma a Hója erdő tisztásán (mindkét típusú vizsgálat 16 megfigyelőponton zajlott)

		<i>Fopra</i>	<i>Focu</i>	<i>Myr</i>	<i>Lani</i>	<i>Tetra</i>
<b>csalétek nélkül (tavasz)</b>		16	5	3	-	-
<b>csalétek nélkül (nyár)</b>		16	8	3	-	1
<b>csalétkes (tavasz)</b>	<b>F</b>	15	1	-	-	-
	<b>M</b>	10	0	-	-	-
<b>csalétkes (nyár)</b>	<b>F</b>	15	10	1	1	3
	<b>M</b>	8	0	0	0	1

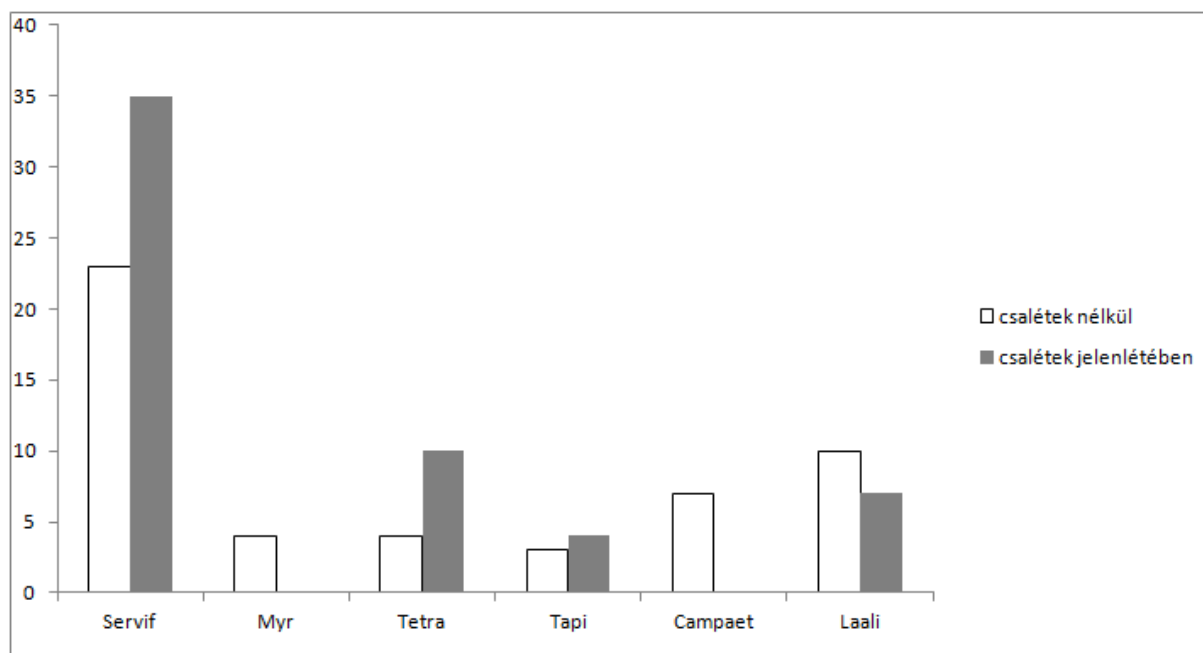
**3.3.2. táblázat** A különböző fajok egyedei által felkeresett csalétek nélküli megfigyelőpontok száma a Kolozsvári Szénafüveken (minden kolónia köré 6 megfigyelőpontot helyeztünk ki)

	<i>Fopra</i>	<i>Servi</i>	<i>Myr</i>	<i>Laali</i>	<i>Tapi</i>	<i>Tetra</i>	<i>Campaet</i>
<b>10 (tavasz)</b>	6	1	1	1	1	-	-
<b>11 (tavasz)</b>	6	-	-	1	-	-	-
<b>16 (tavasz)</b>	6	-	-	3	-	2	-
<b>52 (tavasz)</b>	5	1	1	-	3	-	-
<b>3 (nyár)</b>	5	3	2	-	-	-	3
<b>4 (nyár)</b>	5	5	1	2	-	-	-
<b>5 (nyár)</b>	6	6	3	1	-	-	2
<b>6 (nyár)</b>	2	3	-	-	-	-	4

Az egyfészkes kolóniákból álló Kolozsvári Szénafüveken tavasszal, a csalétek nélküli megfigyelőpontokon több idegen faj egyede is megjelent (3.3.2. táblázat), de csalétken itt is csak egy kolónia körül észleltünk idegen fajt (3.3.3. táblázat). Nyáron, csalétken és csalétek nélkül is több megfigyelési ponton, magasabb megfigyelőpontenkénti átlagos egyedszámmal megjelentek idegen fajok dolgozói (3.3.5. táblázat, 3.3.6. táblázat), de csalétket monopolizálni ezen a helyszínen is csak két olyan alkalommal tudott idegen faj, amikor a *Formica pratensis* dolgozói nem voltak jelen (3.3.3. táblázat).

**3.3.3. táblázat** A különböző fajok által felfedezett (F) és monopolizált (M) csalétek száma a Kolozsvári Szénafüveken (minden kolónia köré 6 csalétket helyeztünk ki)

		<i>Fopra</i>	<i>Servif</i>	<i>Myr</i>	<i>Laali</i>	<i>Tapi</i>	<i>Tetra</i>
<b>7 (tavasz)</b>	<b>F</b>	6	-	-	-	-	-
	<b>M</b>	6	-	-	-	-	-
<b>8 (tavasz)</b>	<b>F</b>	6	-	-	-	-	-
	<b>M</b>	6	-	-	-	-	-
<b>10 (tavasz)</b>	<b>F</b>	6	-	-	-	-	-
	<b>M</b>	5	-	-	-	-	-
<b>11 (tavasz)</b>	<b>F</b>	6	-	-	-	-	-
	<b>M</b>	3	-	-	-	-	-
<b>16 (tavasz)</b>	<b>F</b>	6	1	-	1	-	-
	<b>M</b>	3	-	-	-	-	-
<b>70 (tavasz)</b>	<b>F</b>	6	-	-	-	-	-
	<b>M</b>	4	-	-	-	-	-
<b>8 (nyár)</b>	<b>F</b>	6	2	2	2	-	-
	<b>M</b>	3	-	-	-	-	-
<b>11 (nyár)</b>	<b>F</b>	5	2	-	1	1	1
	<b>M</b>	3	-	-	1	-	-
<b>6 (nyár)</b>	<b>F</b>	6	6	-	-	-	1
	<b>M</b>	4	-	-	-	-	-
<b>17 (nyár)</b>	<b>F</b>	6	3	-	1	-	1
	<b>M</b>	1	-	-	-	-	1



**3.2.1. ábra** Különböző hangya fajok *Formica pratensis*-szel egy észlelés alatti együtt előfordulása a Kolozsvári Szénafüveken

### ***A Formica pratensis és a többi faj viszonya***

A Hója erdei tisztáson *Formica pratensis* dolgozókkal egy észlelés alatt a legtöbbször *Formica cunicularia* egyedeket láttunk (14 alkalom csalétek nélkül, 21 alkalom csalétek jelenlétében) a többi észlelt fajt nagyon kis egyedszámban láttuk és általában olyankor, amikor a domináns faj nem volt jelen.

A Kolozsvári Szénafüvek kolóniái körül hasonló volt a helyzet, ezen a helyszínen is többnyire *Serviformica* dolgozókat láttunk és jóval kevesebbszer más fajok egyedeit együtt a tanulmányozott territoriális fajjal (3.2.1. ábra).

Interakciót csalétek nélkül is észleltünk: egy *Formica pratensis* – *Lasius alienus* és egy *Formica pratensis* – *Formica cunicularia* között lezajlott konfliktust a Kolozsvári Szénafüveken valamint három *Formica pratensis* – *Formica cunicularia* és egy *Formica pratensis* – *Myrmica rubra* interakciót a Hója erdei tisztáson. Csalétek jelenlétében tíz *Formica pratensis* – *Formica cunicularia* interakciót láttunk a Hója erdőben és ötöt a Kolozsvári Szénafüveken. Mindegyik konfrontáció, a *Formica pratensis* győzelmével zárult. A *Serviformica* fajok többször is elmenekültek a *Formica pratensis* dolgozóktól, anélkül, hogy azok bármilyen módon agresszívan nyilvánultak volna meg az adott helyzetben. Ilyen elriadási reakciót a Hója erdei tisztáson (7 alkalom) és a Kolozsvári Szénafüvek *Formica pratensis* fészkei körül (5 alkalom) egyaránt megfigyeltük.

Poisson eloszlású GLMM-vel vizsgáltuk, hogy a *Formica pratensis* kereső egyedeinek száma gyakorol-e hatást az idegen fajok dolgozóinak eloszlására. A Hója erdőben végzett megfigyelések alatt az egyetlen viszonylag konstansan előforduló faj, a *Formica cunicularia* volt. Nem találtunk semmilyen, a *Formica pratensis* kereső egyedek számának tulajdonítható *Formica cunicularia* dolgozók eloszlására gyakorolt szignifikáns hatást sem csalétek jelenlétében (Poisson eloszlású GLMM,  $N=288$ ,  $z_{csali}=-1.906$ ), sem annak hiányában (Poisson eloszlású GLMM,  $N=288$ ,  $z_{nucum}=-0.192$ ). A többi itt észlelt idegen faj egyedei nem jelentek meg olyan számban, ami lehetővé tette az elemzés elvégzését.

A Kolozsvári Szénafüveken csalétek nélkül szintén nem találtunk olyan szignifikáns hatást, amelyet a *Formica pratensis* kereső egyedek száma gyakorolt volna az itt megjelenő idegen fajok dolgozóinak eloszlására (3.3.7. táblázat). Csalétek jelenlétében azonban a *Serviformica* fajok és az összes idegen faj egyedeinek eloszlására szignifikánsan negatív hatást gyakorolt a *Formica pratensis* dolgozók száma (3.3.7. táblázat).

A táblázatban feltüntetett fajokon kívül észlelt fajok egyedei olyan kis számban voltak jelen, hogy nem volt értelme elvégezni az elemzést.

**3.3.4. táblázat** Az észlelt hangyafajok megfigyelésenkénti átlagos egyedszáma és szórása a Hója erdei *Formica pratensis* szuperkolónia területén (N = 150)

	<i>Fopra</i>		<i>Servif</i>		<i>Myr</i>		<i>Lani</i>		<i>Tetra</i>	
	átlag	szórás	átlag	szórás	átlag	szórás	átlag	szórás	átlag	szórás
<b>Tavaszi csalétek nélkül</b>	2,14	2,26	0,05	0,23	0,02	0,14	-	-	-	-
<b>Tavaszi csalétek</b>	25,48	26,81	0,01	0,083	-	-	-	-	-	-
<b>Nyári csalétek nélkül</b>	1,04	0,91	0,11	0,31	0,02	0,14	-	-	0,01	0,08
<b>Nyári csalétek</b>	6,19	6,56	0,37	0,75	0,01	0,12	0,01	0,08	3,53	15,57

**3.3.5. táblázat** Az észlelt hangyafajok megfigyelésenkénti átlagos egyedszáma és szórása a Kolozsvári Szénafüvek-i *Formica pratensis* kolóniák körül, csalétek nélküli megfigyelések alkalmával (N= 54)

Kolónia szám	Kolónia átmérő	<i>Fopra</i>		<i>Servif</i>		<i>Myr</i>		<i>Laali</i>		<i>Tapi</i>		<i>Campaet</i>		<i>Tetra</i>	
		átlag	szórás	átlag	szórás	átlag	szórás	átlag	szórás	átlag	szórás	átlag	szórás	átlag	szórás
<b>10 (tavasz)</b>	45x45	1,38	1,26	0,02	0,14	0,02	0,14	0,05	0,23	0,04	0,19	-	-	-	-
<b>11 (tavasz)</b>	60x55	1,72	1,50	-	-	-	-	0,02	0,14	-	-	-	-	-	-
<b>16 (tavasz)</b>	30x25	0,55	0,86	-	-	-	-	0,16	0,43	-	-	-	-	0,11	0,37
<b>52 (tavasz)</b>	25x25	0,41	0,71	0,02	0,14	0,07	0,33	0,15	0,36	0,24	0,55	-	-	-	-
<b>3 (nyár)</b>	30x30	0,68	1,04	0,37	0,73	0,05	0,23	-	-	-	-	0,20	0,49	-	-
<b>4 (nyár)</b>	40x40	0,96	1,07	0,64	0,86	0,02	0,13	0,09	0,29	-	-	-	-	-	-
<b>5 (nyár)</b>	40x40	1,42	1,73	0,52	0,66	0,13	0,43	0,04	0,19	-	-	0,04	0,19	-	-
<b>6 (nyár)</b>	20x20	0,07	0,26	0,18	0,47	-	-	-	-	-	-	0,52	1,02	-	-

**3.3.6. táblázat** Az észlelt hangyafajok megfigyelésenkénti átlagos egyedszáma és szórása a Kolozsvári Szénafüvek-i *Formica pratensis* kolóniák körül csalétkes megfigyelések alkalmával (N= 54)

	<i>Kolónia átmérő</i>	<i>Fopra</i>		<i>Servif</i>		<i>Myr</i>		<i>Laali</i>		<i>Tapi</i>		<i>Tetra</i>	
		átlag	szórás	átlag	szórás	átlag	szórás	átlag	szórás	átlag	szórás	átlag	szórás
<b>7 (tavasz)</b>	60x70	55,18	25,90	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>8 (tavasz)</b>	80x60	48,61	31,32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>10 (tavasz)</b>	45x45	15,68	10,63	-	-	-	-	-	-	-	-	-	.
<b>11 (tavasz)</b>	60x55	16,24	20,29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>16 (tavasz)</b>	30x25	10,96	9,47	0,018	0,13	-	-	0,04	0,27	-	-	-	-
<b>70 (tavasz)</b>	40x40	13,33	11,99	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>8 (nyár)</b>	20x30	8,46	5,74	0,29	0,92	0,11	0,69	0,05	0,30	0,39	1,97	0,15	0,68
<b>11 (nyár)</b>	80x70	13,17	11,16	0,11	0,42	-	-	5,20	12,01	-	-	-	-
<b>16 (nyár)</b>	130x120	11,57	6,34	0,55	0,79	-	-	-	-	-	-	0,296	0,92
<b>17 (nyár)</b>	7070	5,18	4,69	0,26	0,70	-	-	0,15	0,53	-	-	10,81	27,44

**3.3.7. táblázat** A *Formica pratensis* egyedszámának hatása a többi faj dolgozóinak eloszlására Kolozsvári Szénafüveken, Poisson eloszlású GLMM, random hatások beágyazásával

		N	z
Csalétek nélkül	<i>Fopra</i> → <i>Servif</i>	324	-0.835
	<i>Fopra</i> → <i>Myr</i>	270	0.235
	<i>Fopra</i> → <i>Laali</i>	324	-0.368
	<i>Fopra</i> → <i>Tapi</i>	108	-1.129
	<i>Fopra</i> → <i>Campaet</i>	162	0.321
Csalétek	<i>Fopra</i> → <i>Servif</i>	270	<b>-4.023****</b>
	<i>Fopra</i> → <i>Laali</i>	216	-1.892
	<i>Fopra</i> → <i>Összes idegen faj</i>	540	<b>-6.316***</b>

\*p <0,05, \*\*p <0,005, \*\*\*p <0,0005, \*\*\*\* p <0,00005

### *A fajok térbeli eloszlása*

A Hója erdei tisztáson csalétek nélkül és csalétek jelenlétében is a *Formica pratensis* dolgozók a fészektől legtávolabb eső megfigyelési pontokon is megjelentek (3.3.2. ábra, 3.3.3. ábra). Bár idegen fajok dolgozói is megjelentek fészkekhez aránylag közel is, de az átlagos megfigyelő-pontonkénti egyedszám egy kivételtől eltekintve mindig nagyon alacsony volt (3.3.2. ábra, 3.3.3. ábra). A GLMM eredményei alapján csalétek nélküli megfigyelésekkor a legközelebbi fészektől való távolság szignifikáns negatív hatást fejtett ki a *Formica pratensis* dolgozók eloszlására, de csalétkes megfigyelésekkor ezt a hatást nem tudtuk kimutatni (3.3.8. táblázat). Ugyanakkor a távolságnak a *Formica cunicularia* egyedek eloszlására és az összes idegen faj dolgozóinak eloszlására sem volt hatása (3.3.8. táblázat).

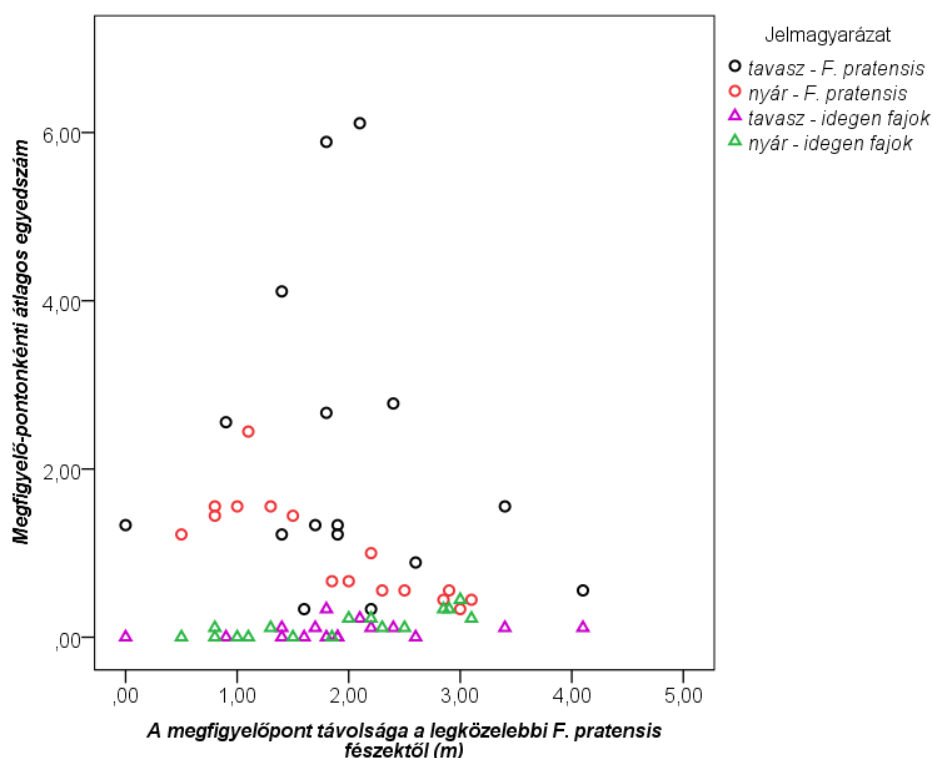
**3.3.8. táblázat** A legközelebbi *Formica pratensis* fészektől való távolság hatása az egyes hangyafajok dolgozóinak eloszlására a Hója erdőben, Poisson eloszlású GLMM, random hatások beágyazásával

		N	z
csalétek nélkül	<i>Fopra</i>	288	<b>-3.249**</b>
	<i>Focu</i>	288	1.418
	<i>Összes idegen faj</i>	288	0.3786
csalétek	<i>Fopra</i>	288	-0.943
	<i>Focu</i>	288	-1.252
	<i>Összes idegen faj</i>	288	1.382

\*p <0,05, \*\*p <0,005, \*\*\*p <0,0005

A Kolozsvári Szénafüvek fészkei körül szintén eljutottak a *Formica pratensis* dolgozók a legtávolabbi megfigyelőpontokig is, mindkét vizsgálat típus alkalmával (3.3.4, 3.3.5 ábra). A fészektől való távolság mindkét vizsgálati módszer ideje alatt szignifikánsan

negatív hatást gyakorolt a *Formica pratensis* kereső egyedek eloszlására (3.3.9. táblázat). Idegen fajok egyedeit csalétek nélkül több, akár a fészkekhez közeli megfigyelőpontokon is megfigyeltünk, viszonylag nagy egyedszámban (3.3.4. ábra), de csalétek jelenlétében már csak két, három méterre kihelyezett táplálékforráson tudtak nagyobb egyedszámmal jelen lenni (3.3.5. ábra). A *Formica pratensis* fészektől való távolság idegen fajok dolgozóinak eloszlására gyakorolt szignifikáns hatását azonban nem mutattuk ki (3.3.9. táblázat).



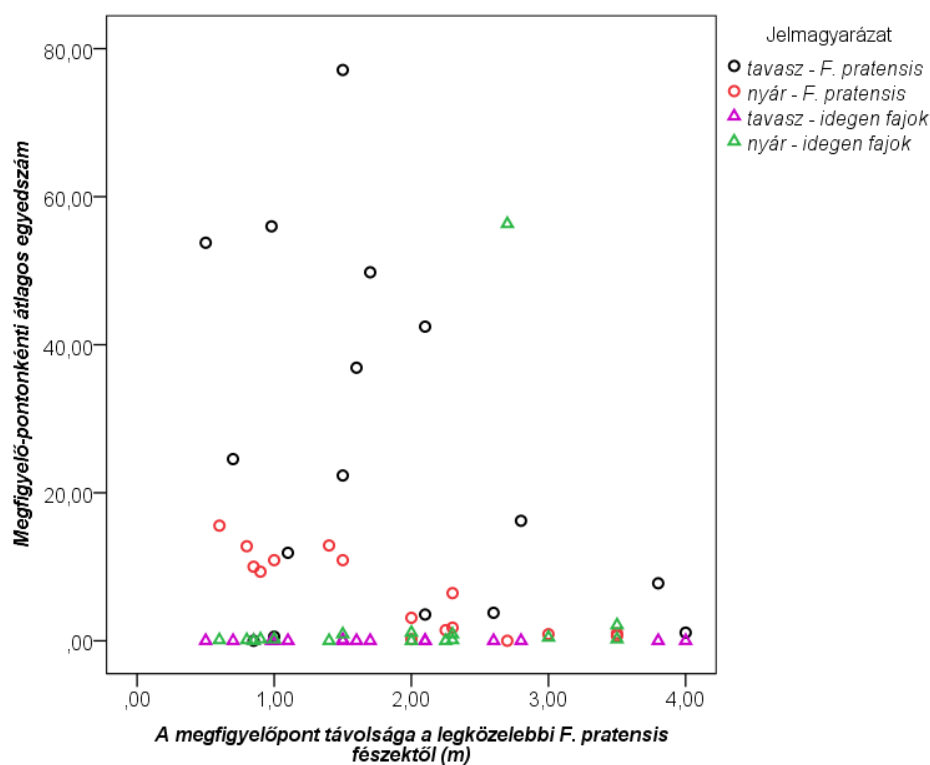
**3.3.2. ábra** A különböző hangyafajok átlagos megfigyelésenkénti egyedszáma a legközelebbi *Formica pratensis* fészektől való távolság függvényében csalétek nélküli megfigyelések alkalmával a Hója erdőben N= 32.

**3.3.9. táblázat** A *Formica pratensis* fészektől való távolság hatása az egyes hangyafajok dolgozóinak eloszlására a Kolozsvári Szénafüveken, Poisson eloszlású GLMM, random hatások beágyazásával

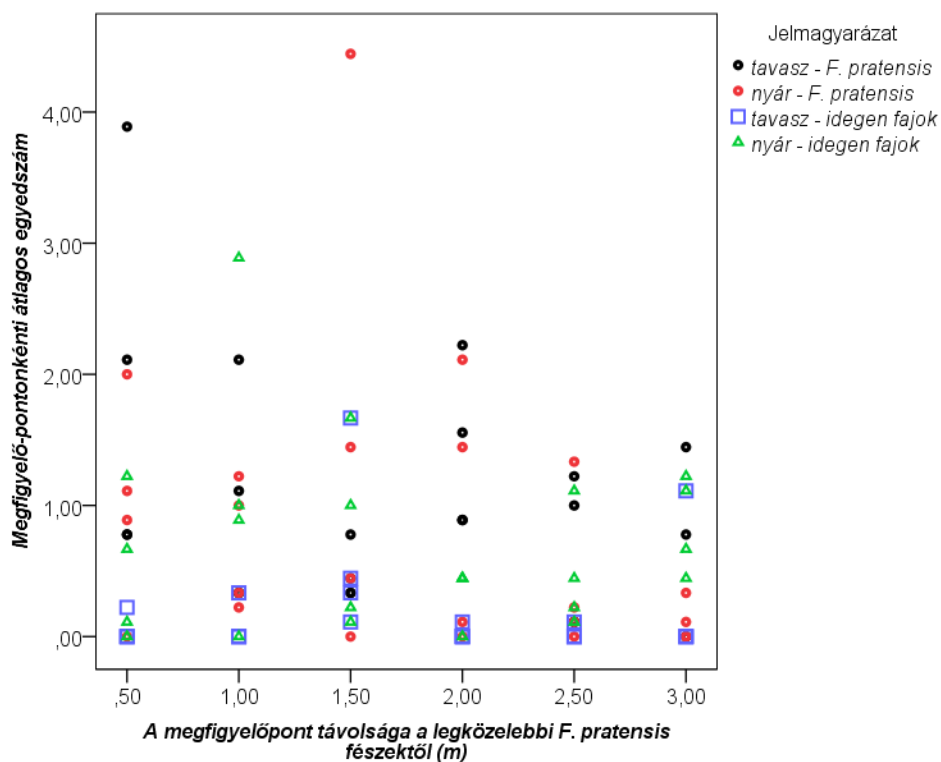
		N	z
csalétek nélkül	<i>Fopra</i>	432	<b>-3.650***</b>
	<i>Servif</i>	324	0.186
	<i>Laali</i>	324	1.142
	<i>Campaet</i>	162	0.187
	<i>Tapi</i>	108	0.439
	<i>Myr</i>	270	0.172
csali	<i>Fopra</i>	540	<b>-2.911**</b>
	<i>Focu</i>	270	0.461
	<i>Laali</i>	216	0.160

\*p <0,05, \*\*p <0,005, \*\*\*p <0,0005

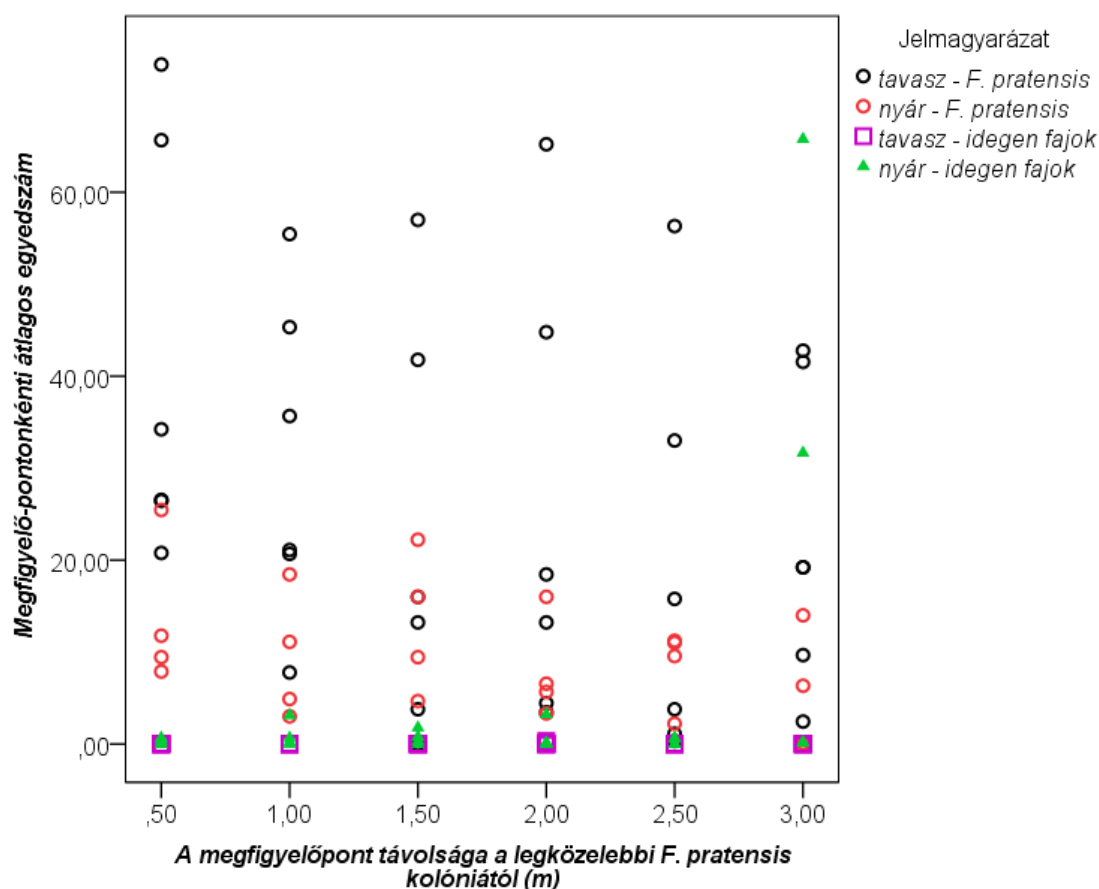




**3.3.3. ábra.** A különböző hangyafajok átlagos megfigyelésenkénti egyedszáma a legközelebbi *Formica pratensis* fészektől való távolság függvényében csalétkes megfigyelések alkalmával a Hója erdőben N= 32.



**3.3.4. ábra.** Az idegen fajok átlagos megfigyelő pontonkénti egyedszáma a legközelebbi *Formica pratensis* fészektől való távolság függvényében nyáron, csalétek nélküli megfigyelések alkalmával a Kolozsvári Szénafüveken, N= 24.



**3.3.5. ábra.** Az idegen fajok átlagos megfigyelő pontonkénti egyedszáma a legközelebbi *Formica pratensis* fészektől való távolság függvényében nyáron, csalétkes megfigyelések alkalmával a Kolozsvári Szénafüveken,  $N_{\text{tavasz}} = 36$ ,  $N_{\text{nyár}} = 24$ .

#### ***Az idegen fajok egymásközi viszonya***

A Hója erdőben az egyedüli olyan faj, amely viszonylag konstansan jelen volt az észlelésekkor a *Formica cunicularia* volt, így a sokfészkes szociális struktúrájú *Formica pratensis* által dominált területen statisztikailag nem tudtuk elemezni az idegen fajok viszonyát. Azt állapíthatjuk meg, hogy a Hója erdő tisztásán uralkodó körülményeknek a *Formica cunicularia* volt képes a leginkább megfelelni.

A Kolozsvári Szénafüvek csalétek nélküli megfigyeléseinek adatait tanulmányozva több faj kereső egyedeinek az eloszlására is valamilyen más idegen faj dolgozó száma szignifikánsan pozitívan hatott: pozitív hatással volt a *Serviformica* fajok dolgozó száma *Myrmica* fajok eloszlására, a *Myrmica* fajok dolgozóinak száma a *Tapinoma* dolgozók eloszlására, kölcsönösen pozitív hatást állapítottunk meg a *Lasius alienus* és a *Tapinoma* fajok dolgozóinak száma és eloszlása között. (3.3.10. táblázat). A megállapítást azonban nem nevezhetjük általánosnak: a *Myrmica* fajok dolgozó száma szignifikánsan negatív hatással

volt a *Lasius alienus* faj egyedinek eloszlására (3.3.10. táblázat) és számos esetben nem voltak hatással egymásra az idegen fajok egyedei (3.3.10. táblázat). Csalétek jelenlétében egyik faj kereső egyedeinek száma sem gyakorolt semmilyen szignifikáns hatást más faj eloszlására (3.3.11. táblázat).

**3.3.10. táblázat** Az idegen fajok egyedszámának hatása a többi idegen faj dolgozóinak eloszlására csalétek nélkül, a Kolozsvári Szénafüvek *Formica pratensis* kolóniáinak területén, Poisson eloszlású GLMM random hatások beágyazásával

	N	z
<i>Servif</i> → <i>Myr</i>	270	<b>2.087*</b>
<i>Laali</i> → <i>Myr</i>	270	-1.165
<i>Tapi</i> → <i>Myr</i>	270	1.535
<i>Camp</i> → <i>Myr</i>	270	-0.005
<i>Myr</i> → <i>Laali</i>	324	<b>-2.088*</b>
<i>Campaet</i> → <i>Laali</i>	324	-0.007
<i>Tapi</i> → <i>Laali</i>	324	<b>2.871**</b>
<i>Servif</i> → <i>Laali</i>	324	-0.399
<i>Laali</i> → <i>Servif</i>	324	-0.212
<i>Tapi</i> → <i>Servif</i>	324	0.536
<i>Myr</i> → <i>Servif</i>	324	1.754
<i>Campaet</i> → <i>Servif</i>	324	-0.458
<i>Servif</i> → <i>Tapi</i>	108	1.066
<i>Myr</i> → <i>Tapi</i>	108	<b>2.189*</b>
<i>Laali</i> → <i>Tapi</i>	108	<b>4.362***</b>
<i>Laali</i> → <i>Campaet</i>	162	-0.002
<i>Servif</i> → <i>Campaet</i>	162	-0.643
<i>Myr</i> → <i>Campaet</i>	162	-0.004

\*p < 0,05, \*\*p < 0,005, \*\*\*p < 0,0005

**3.3.11. táblázat** Az idegen fajok egyedszámának hatása a többi idegen faj dolgozóinak eloszlására csalétek jelenlétében, a Kolozsvári Szénafüvek *Formica pratensis* kolóniáinak területén, Poisson eloszlású GLMM random hatások beágyazásával

	N	z
<i>Tetra</i> → <i>Laali</i>	216	-0.018
<i>Tapi</i> → <i>Laali</i>	216	-0.001
<i>Servif</i> → <i>Laali</i>	216	-1.350
<i>Laali</i> → <i>Servif</i>	270	-0.426
<i>Tapi</i> → <i>Servif</i>	270	-0.455
<i>Tetra</i> → <i>Servif</i>	270	-1.930

### 3.4. Polidómuszos *Formica exsecta* kolóniáinak hatása a hangyaközösségre

A vaslábi láp melletti *Formica exsecta* szuperkolóniák területén uralkodó kompetíciós viszonyokat tisztázó csalétkes és csalétek nélküli megfigyelésekre 2005. augusztus és 2007. július között került sor. A vizsgálatok tavasszal az általunk I., II. és III. jelzésű szuperkolónia területén folytak, nyáron ezek mellett dolgoztunk a legnagyobb szuperkolónia egy központi, nagyobb fészeksűrűségű helyén (IV.a) és egy széli, kisebb fészeksűrűségű helyén (IV.b) is. Az I. vizsgálati helyszínen élő szuperkolónia a kaszáló égetésekor 2007 tavaszán a nagyrészt kipusztult, ezért az ekkorra időzített tavaszi csalétek nélküli vizsgálatokat nem tudtuk kivitelezni. A megfigyeléseket három órás periódusokban végeztük, a különböző napszakokban oly módon, hogy lehetőleg minden napszakban végezzünk vizsgálatokat legalább egy területen (3.4.1. táblázat). Tavasszal az alacsony hőmérséklet miatt csak a dél - kora délután periódusban végeztünk megfigyeléseket, a 2. fejezetben leírt módszerekkel.

**3.4.1. táblázat** A csalétek nélküli és a csalétkes megfigyelések időpontjai

	I.		II.		III.		IV.a	IV.b
	tavaszi	nyár	tavaszi	nyár	tavaszi	nyár	nyár	nyár
<b>csalétek nélküli</b>	-	-	13,40 – 26,30	-	12,30 – 15,10	-	09,20 – 12,00 17,00 – 19,40	09,20 – 12,00 17,00 – 19,40
<b>csalétkes</b>	12,00 – 14,40	12,10 – 14,50	12,40 – 15,20	09,20 – 12,00 13,00 – 16,00 17,00 – 19,40	12,10 – 14,50	12,30 – 15,10	09,20 – 12,00 17,00 – 19,40	09,20 – 12,00 17,00 – 19,40

Az öt vizsgálati helyszínen a két évszakban a következő 8 fajt észleltük: *Formica exsecta*, *Formica rufibarbis*, *Formica fusca*, *Lasius sp.*, *Tetramorium sp.*, *Formica sanguinea*, *Myrmica scabrinodis* és *Myrmica lobicornis*. A pontos azonosítást laboratóriumban, a megfigyelések után gyűjtött példányok alapján végeztük. Az adatfeldolgozás során a hasonló életmódú *Serviformica* valamint *Myrmica* fajok egyedszámát összevontuk.

Tavasszal mind a csalétek nélküli, mind a csalétkes megfigyelések alkalmával a *Formica exsecta* dolgozók domináltak az általuk használt táplálkozási területen (3.4.2. táblázat, 3.4.3. táblázat, 3.4.4. táblázat). Habár a dolgozók sok csalétek nélküli megfigyelőponton megjelentek (3.4.4. táblázat) és sok csalétket is megtaláltak (3.4.5.

táblázat), csak a II. szuperkolóniában voltak képesek több mint ötven százalékát monopolizálni is a már megtalált táplálékforrásoknak (3.4.5. táblázat). Csalétek nélkül több arénában láttuk az idegen fajok egyedeit is (3.4.4. táblázat), de a csalétkeken mégis csak a *Serviformica* fajok voltak sikeresek (3.4.5. táblázat). Az I. és III. szuperkolóniák területére kihelyezett csalétkeken csak ez fajcsoport dolgozói jelentek meg idegenként és a II. szuperkolónia csalétkeinél is a leggyakrabban előforduló idegen fajcsoport volt a *Serviformica* (3.4.5. táblázat). Habár *Myrmica* fajokat közel annyi arénában észleltünk csalétek nélkül, mint ahányban *Serviformica*-t (3.4.4. táblázat), csalétken csak két alkalommal jelentek meg (3.4.5. táblázat). Az idegen fajok átlagos megfigyelésenkénti egyedszáma a célfajénál mindig jóval alacsonyabb volt (3.4.2. táblázat, 3.4.3. táblázat).

Nyáron a kis szuperkolóniákban és a nagy szuperkolónia széli, kis fészeksűrűségű területein mind a csalétkes mind a csalétek nélküli vizsgálatok alkalmával viszonylag nagy átlagos megfigyelési egyedszámmal, több idegen faj egyedeit is észleltük (3.4.2. táblázat, 3.4.3. táblázat). A *Formica exsecta* átlagos megfigyelési egyedszám ellenben a tavaszinál alacsonyabbnak bizonyult (3.4.2. táblázat, 3.4.3. táblázat). Mindkét vizsgálat típus alkalmával volt olyan szuperkolóniánk, amelynek táplálkozási területén, nyáron a *Formica exsecta*-hoz viszonyított magasabb átlagos megfigyelésenkénti egyedszámot figyeltünk meg néhány egyéb megjelenő fajnál (3.4.2. táblázat, 3.4.3. táblázat). A *Formica exsecta* viszonylag kevés csalétken jelent meg és még kevesebbet volt képes monopolizálni is (3.4.5. táblázat). Más fajok egyedei viszont számos csalétket megtaláltak és ezek közül sokat képesek voltak monopolizálni is (3.4.5. táblázat). A *Serviformica* fajok mellett nyáron a *Myrmica* fajok is sikeresnek bizonyultak a kis szuperkolóniákban és a széli területen.

A nagy szuperkolónia közepén elhelyezkedő területen ehhez képest teljesen más a kép: a *Formica exsecta* dolgozók minden csalétket felfedeztek és monopolizálni is tudtak (3.4.4. táblázat). Itt az átlagos megfigyelésenkénti *Formica exsecta* egyedszám is többi területhez viszonyítva jóval nagyobbak bizonyult mindkét vizsgálat alkalmával (3.4.2. táblázat, 3.4.3. táblázat). Habár csalétek nélküli megfigyelésekkor több csalin is megjelentek *Lasius* illetve *Myrmica* fajok (3.4.4. táblázat), a kihelyezett csalétkeket esélye sem volt kiaknázni egy idegen fajnak sem (3.4.5. táblázat).

**3.3.2. táblázat** Az észlelt hangyafajok megfigyelésenkénti átlagos egyedszáma és szórása csalétek nélküli megfigyelésekkor ( $N_{II, III} = 108$ ,  $N_{IV.a, b} = 360$ )

	<i>Foex</i>		<i>Servif</i>		<i>Myr</i>		<i>Lasi</i>		<i>Tetra</i>	
	átlag	szórás	átlag	szórás	-	-	-	-	-	-
<b>II (tavasz)</b>	1,555	2,11	0,648	1,17	0,33	1,014	0,018	0,135	-	-
<b>III (tavasz)</b>	2,509	2,223	0,11	0,344	0,111	0,315			0,018	0,135
<b>IV.a (nyár)</b>	0,169	0,368	0,008	0,091	0,122	0,368	0,044	0,219	0,075	0,274
<b>IV.b (nyár)</b>	3,436	3,44	-	-	0,038	0,207			0,066	0,30

**3.3.3. táblázat** Az észlelt hangyafajok megfigyelésenkénti átlagos egyedszáma és szórása csalétkes megfigyelésekkor ( $N_{I. tavasz, nyár} = 108$ ,  $N_{II tavasz} = 117$ ,  $N_{II nyár} = 327$ ,  $N_{III tavasz} = 117$ ,  $N_{III nyár} = 108$ ,  $N_{IV.a, b} = 360$ )

	<i>Foex</i>		<i>Servif</i>		<i>Myr</i>		<i>Lasi</i>		<i>Tetra</i>		<i>Fosa</i>	
	átlag	szórás	átlag	szórás	átlag	szórás	átlag	szórás	átlag	szórás	átlag	szórás
<b>I (tavasz)</b>	7,25	11,31	0,11	0,34	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>I (nyár)</b>	2,68	5,96	0,38	1,24	0,47	2,65					-	-
<b>II (tavasz)</b>	14,09	16,77	3,60	8,72	0,008	0,09	2,90	10,58	-	-	-	
<b>II (nyár)</b>	4,57	9,81	4,33	8,29	5,339	10,559	0,14	0,93	2,728	19,02	0,475	2,567
<b>III (tavasz)</b>	5,76	7,66	0,76	1,23	-	-	-	-	-	-		
<b>III (nyár)</b>	1,71	2,48	0,16	0,37	0,037	0,188	-	-	1,389	5,99	-	-
<b>IV.a (nyár)</b>	0,16	0,82	0,013	0,117	1,672	5,38	0,02	0,165	0,272	1,668	-	-
<b>IV.b (nyár)</b>	32,56	22,48	0,074	0,128	0,005	0,074	0,01	0,105	-	-	-	-

**3.4.4. táblázat** A különböző fajok által felkeresett csalétek nélküli megfigyelőpontok száma (megfigyelt arénák száma: II.<sub>tavas</sub> – 12, III.<sub>tavas</sub> – 12, IV.a – 20, IV.b – 20)

terület	évszak	<i>Foex</i>	<i>Myr</i>	<i>Servif</i>	<i>Tetra</i>	<i>Lasi</i>
II.	tavas	10	6	9	-	1
III.	tavas	12	8	6	1	-
IV.a	nyár	7	12	3	6	5
IV.b	nyár	20	6	-	-	7

**3.4.5. táblázat** A felfedezett (F) és a monopolizált (M) csalétek száma (kihelyezett csalétek száma: I.<sub>tavas</sub> – 12, I.<sub>nyár</sub> – 12, II.<sub>tavas</sub> – 13, I.<sub>nyár</sub> – 12, III.<sub>tavas</sub> – 13, III.<sub>nyár</sub> – 12, IV.a – 20, IV.b – 20)

terület	évszak		<i>Foex</i>	<i>Myr</i>	<i>Servif</i>	<i>Tetra</i>	<i>Fosa</i>	<i>Lasi</i>
I.	tavas	F	10	-	3	-	-	-
		M	4	-	-	-	-	-
	nyár	F	11	4	5	-	-	-
		M	2	-	-	-	-	-
II.	tavas	F	11	1	10	-	-	2
		M	7	0	3	-	-	1
	nyár	F	6	12	12	1	1	1
		M	3	5	4	1	1	-
III.	tavas	F	13	-	12	-	-	-
		M	5	-	-	-	-	-
	nyár	F	10	3	7	-	-	-
		M	1	-	-	-	-	-
IV.a	nyár	F	7	12	3	6	-	5
		M	-	2	-	-	-	-
IV.b	nyár	F	20	2	1	-	-	2
		M	20	-	-	-	-	-

#### *A Formica exsecta és a többi faj viszonya*

Habár a széli és a kisebb szuperkolóniákban nyáron a *Formica exsecta* dolgozók nem voltak túl sikeresek a csalétek megtalálása, még kevésbé kiaknázása szempontjából és a csalétek nélküli megfigyelésekkor is aránylag kevés alkalommal észleltünk *Formica exsecta* dolgozót, de ahol megjelentek onnan az esetleg már jelenlevő fajokat minden alkalommal elkergették, még azokban az esetekben is, amikor az idegen faj egyedei, jelentős létszámfölényben voltak. *Formica exsecta* egyedekkel egy észlelés alkalmával többnyire *Serviformica* (16 alkalommal csalétek nélkül, 123 alkalommal csalétken) és *Myrmica* dolgozókat (22 alkalommal csalétek nélkül, 57 alkalommal csalétken) figyeltünk meg. A többi faj dolgozói öt alkalomnál kevesebbszer fordultak elő *Formica exsecta*-val. A csalétek jelenlétében megfigyelt 223 *Formica exsecta* és valamilyen más faj között lezajlott

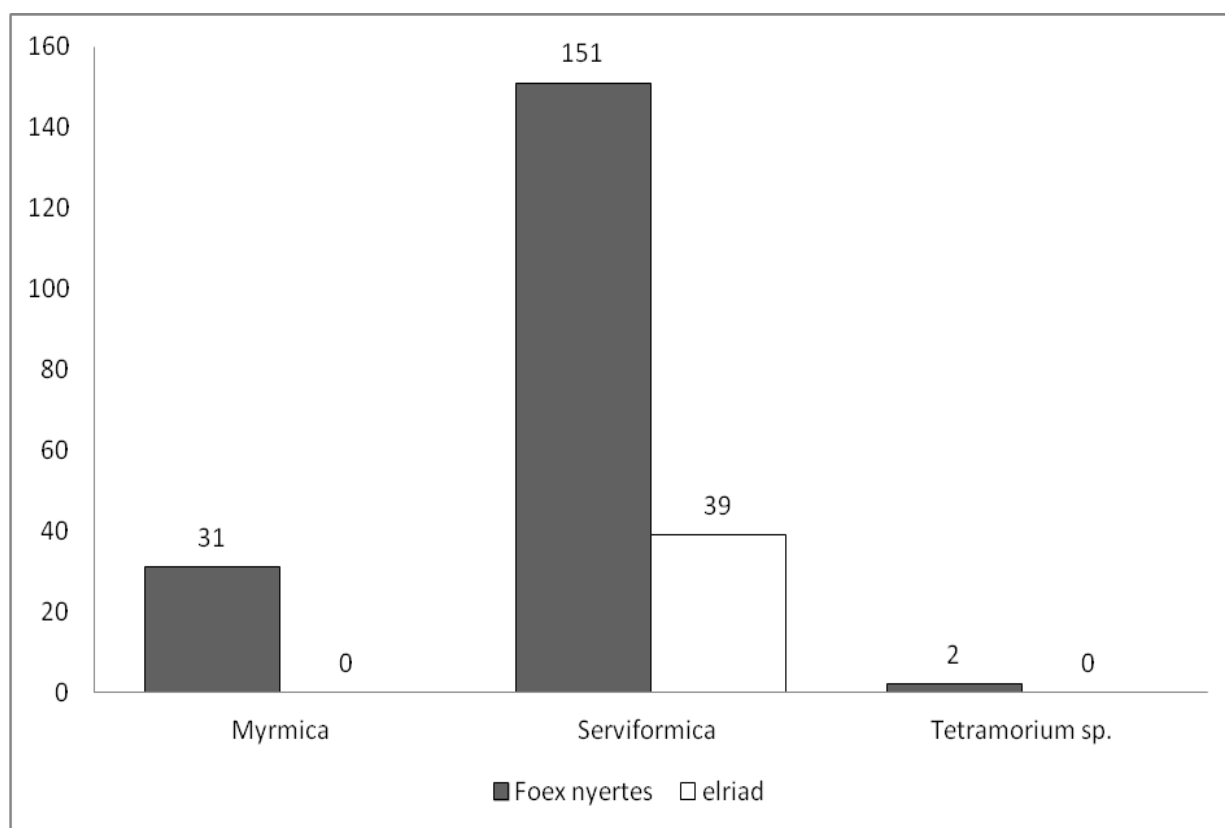
interakciók mindegyike *Formica exsecta* győzelemmel zárult (3.4.3. ábra). Csalétek nélküli megfigyelésekkor nem észleltünk interakciót.

A GLMM alapján a *Formica exsecta* dolgozók száma a *Myrmica* és a *Serviformica* egyedek eloszlására is szignifikáns negatív hatást gyakorolt, mindkét vizsgálat típus ideje alatt (3.4.6. táblázat). Csalétek jelenlétében ezek mellett a *Tetramorium* fajok eloszlására is a *Formica exsecta* dolgozók számának tulajdonítható szignifikánsan negatív hatást találtunk.

**3.4.6. táblázat** A *Formica exsecta* dolgozó szám hatása a különböző hangyafajok dolgozóinak eloszlására Poisson eloszlású GLMM random hatások beágyazásával

		N	z
Csalétek nélkül	<i>Servif</i>	576	<b>-2.211*</b>
	<i>Myr</i>	936	<b>-3.178**</b>
	<i>Tetra</i>	828	0,6271
Csalétek	<i>Myr</i>	1494	<b>-13.702 ***</b>
	<i>Servif</i>	1602	<b>-7.024 ***</b>
	<i>Tetra</i>	792	<b>-7.87***</b>
	<i>Lasi</i>	1161	-1,188

\*p < 0,05, \*\*p < 0,005, \*\*\*p < 0,0005



**3.4.1. ábra** A *Formica exsecta* konfliktusainak száma csalétek jelenlétében



Érdekes módon mindkét típusú vizsgálat ideje alatt az idegen fajok egy részének a dolgozó száma is szignifikánsan negatív hatást fejtett ki a *Formica exsecta* eloszlására (3.4.7 táblázat).

A két legnagyobb arányban megjelenő idegen fajon nagymértékben eltérő stratégiát figyeltünk meg. A *Myrmica* fajok egyedszáma nagyon rövid idő alatt megnőtt a csalátkeken, de viszonylag gyorsan és véglegesen el is tűntek azokról csalátkekről ahol a kompetitor képviselői megjelentek. A *Serviformica* fajok soha nem értek el nagy egyedszámokat azokon a csalátkeken, ahol *Formica exsecta* dolgozók is voltak. Ellenben sokszor megfigyeltük, hogy több agresszív interakció után is visszatértek a már felfedezett forrásra, még azokra is, amelyeket a *Formica exsecta* egyedei monopolizáltak. Nagy arányban figyeltünk meg menekülési reakciókat ezeken a fajokon (3.4.1. ábra). A többi észlelt faj általában olyan csalátkeken jelent meg, amelyeket *Formica exsecta* nem talált meg.

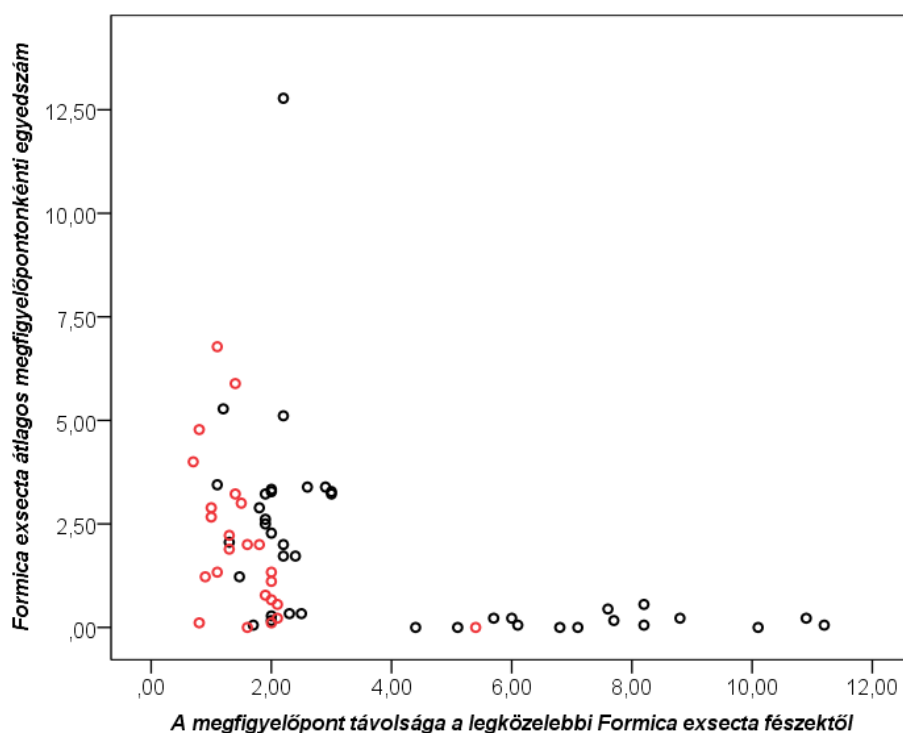
**3.4.7. táblázat** Az idegen fajok dolgozószámának hatása a *Formica exsecta* dolgozóinak eloszlására, Poisson eloszlású GLMM random hatások beágyazásával.

		N	z
Csaláték nélkül	<i>Servif</i>	936	<b>-2.141*</b>
	<i>Myr</i>	936	<b>-3.126**</b>
Csaláték	<i>Myr</i>	1602	<b>-8.656***</b>
	<i>Servif</i>	1602	<b>-10.809***</b>
	<i>Tetra</i>	1602	-1.097
	<i>Lasi</i>	1602	<b>-3.973***</b>

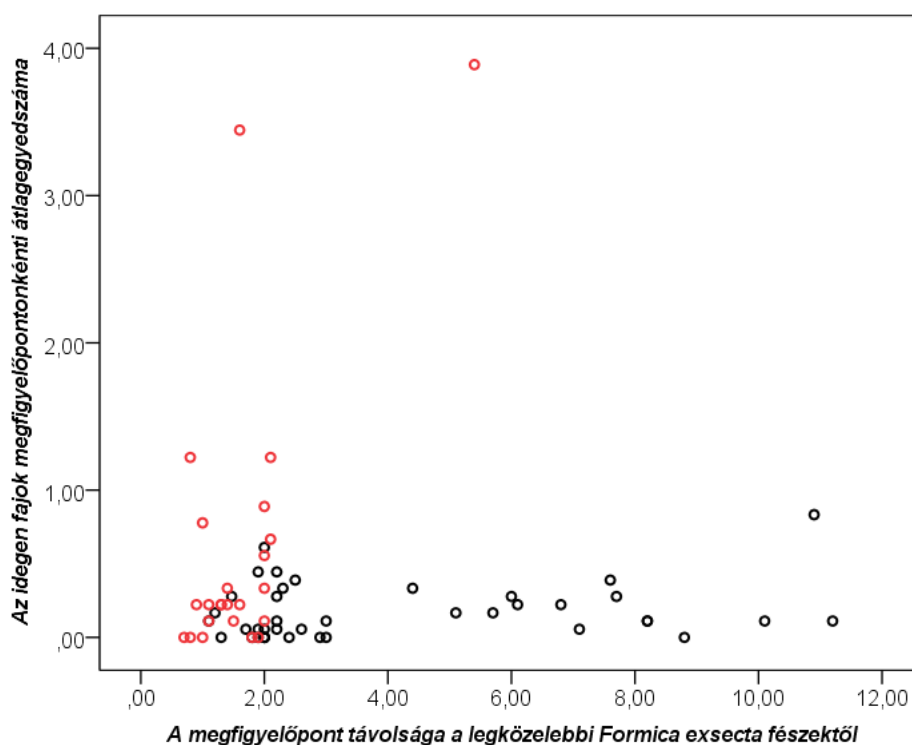
\*p < 0,05, \*\*p < 0,005, \*\*\*p < 0,0005

#### ***Formica exsecta* és a megjelenő idegen fajok dolgozók térbeli eloszlása a szuperkolóniák területén**

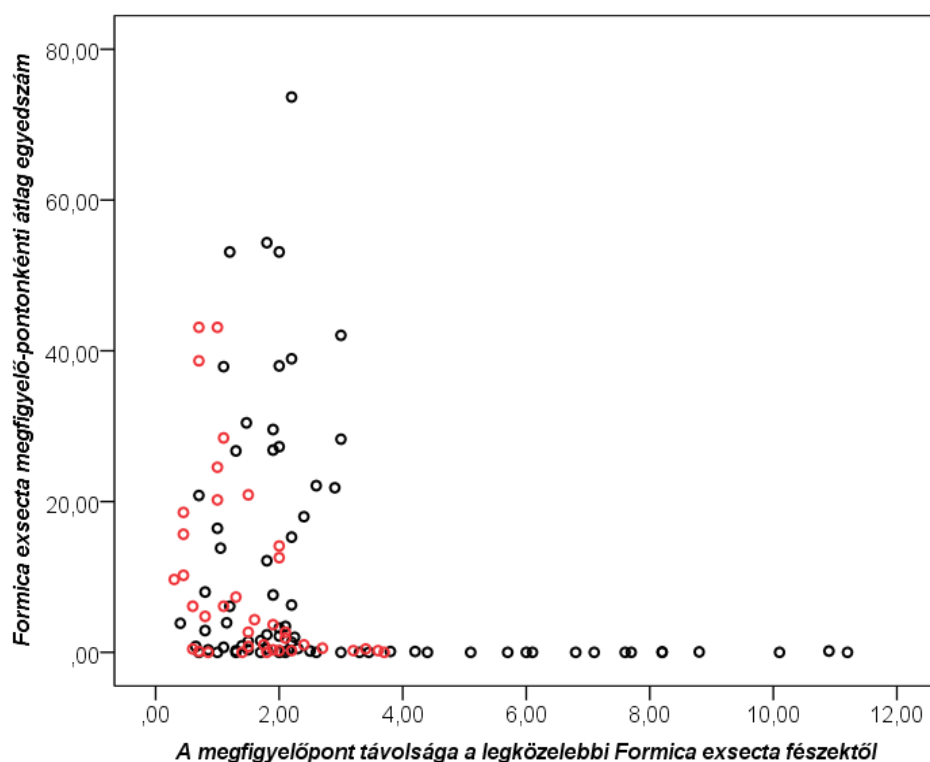
Ábrázolva megfigyelőpontonkénti *Formica exsecta* átlag egyedszámokat a legközelebbi kolóniától való távolság függvényében megfigyelhetjük, hogy a *Formica exsecta* egyedszám általában magasabb a kolóniákhoz közelebbi megfigyelőpontokon, míg a távolabbi megfigyelőpontokon alacsonyabb, de sok olyan távoli megfigyelőpont is van, ahol egyáltalán nem jelentek meg *Formica exsecta* (3.4.2. ábra, 3.4.4. ábra). Habár azt várnánk, hogy egy agresszív territoriális hangyafaj fészke körül nem érvényesülnek idegen fajok, ez mégsem így történt: az idegen fajok dolgozói megjelentek, ráadásul aránylag magas megfigyelőpontonkénti átlagos egyedszámmal még a *Formica exsecta* fészkekhez közeli részeken is (3.4.3. ábra, 3.4.5. ábra).



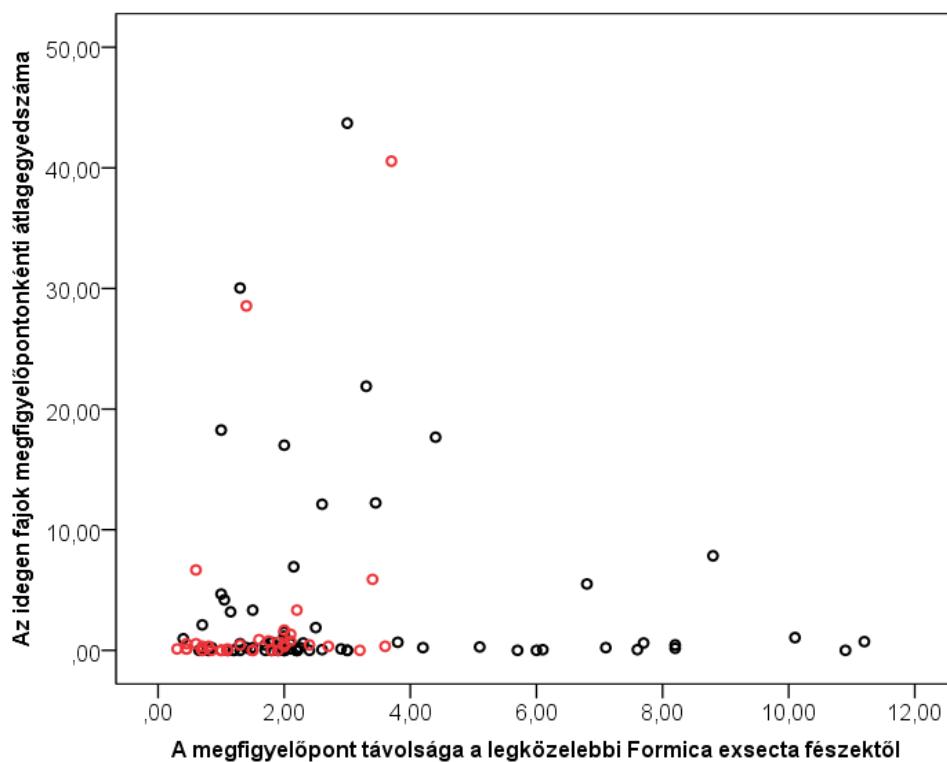
**5.3.2. ábra.** *Formica exsecta* megfigyelőpontenkénti átlagos egyedszáma a legközelebbi *Formica exsecta* fészektől való távolság függvényében csalétek nélküli megfigyelések alkalmával, Jelmagyarázat: ○ – tavasz, N= 24, ○ – nyár, N= 40



**5.3.3. ábra.** Az idegen fajok átlagos megfigyelésenkénti egyedszáma a legközelebbi *Formica exsecta* fészektől való távolság függvényében, csalétek nélküli megfigyelések alkalmával, Jelmagyarázat: ○ – tavasz, N= 24, ○ – nyár, N= 40



**5.3.4. ábra.** *Formica exsecta* megfigyelőpontonkénti átlagos egyedszáma a legközelebbi *Formica exsecta* fészektől való távolság függvényében csalétkes megfigyelések alkalmazásával, Jelmagyarázat: ○ – tavasz, N= 38, ○ – nyár, N= 76



**5.3.5. ábra.** Az idegen fajok átlagos megfigyelésenkénti egyedszáma a legközelebbi *Formica exsecta* fészektől való távolság függvényében, csalétkes megfigyelések alkalmazásával, Jelmagyarázat: ○ – tavasz, N= 38, ○ – nyár, N= 76

A legközelebbi *Formica exsecta* fészektől való távolság hatását a különböző hangyafajok egyedszámára szintén Poisson eloszlású GLMM-el elemeztük. A *Formica exsecta* dolgozók egyedszámára szignifikánsan negatívan hatott a növekvő távolság csalétek jelenlétében, annak hiányában azonban nem találtunk szignifikáns összefüggést (3.4.8. táblázat). Az idegen fajok egyedszámára többnyire nem volt hatással a távolság sem csalétek nélkül sem csalétek jelenlétében (3.4.8. táblázat). Kivételt képeznek ez alól a *Tetramorium* fajok ahol csalétek jelenlétében a legközelebbi *Formica exsecta* fészektől való távolság növekedése negatívan hatott az egyedszáma (3.4.8. táblázat).

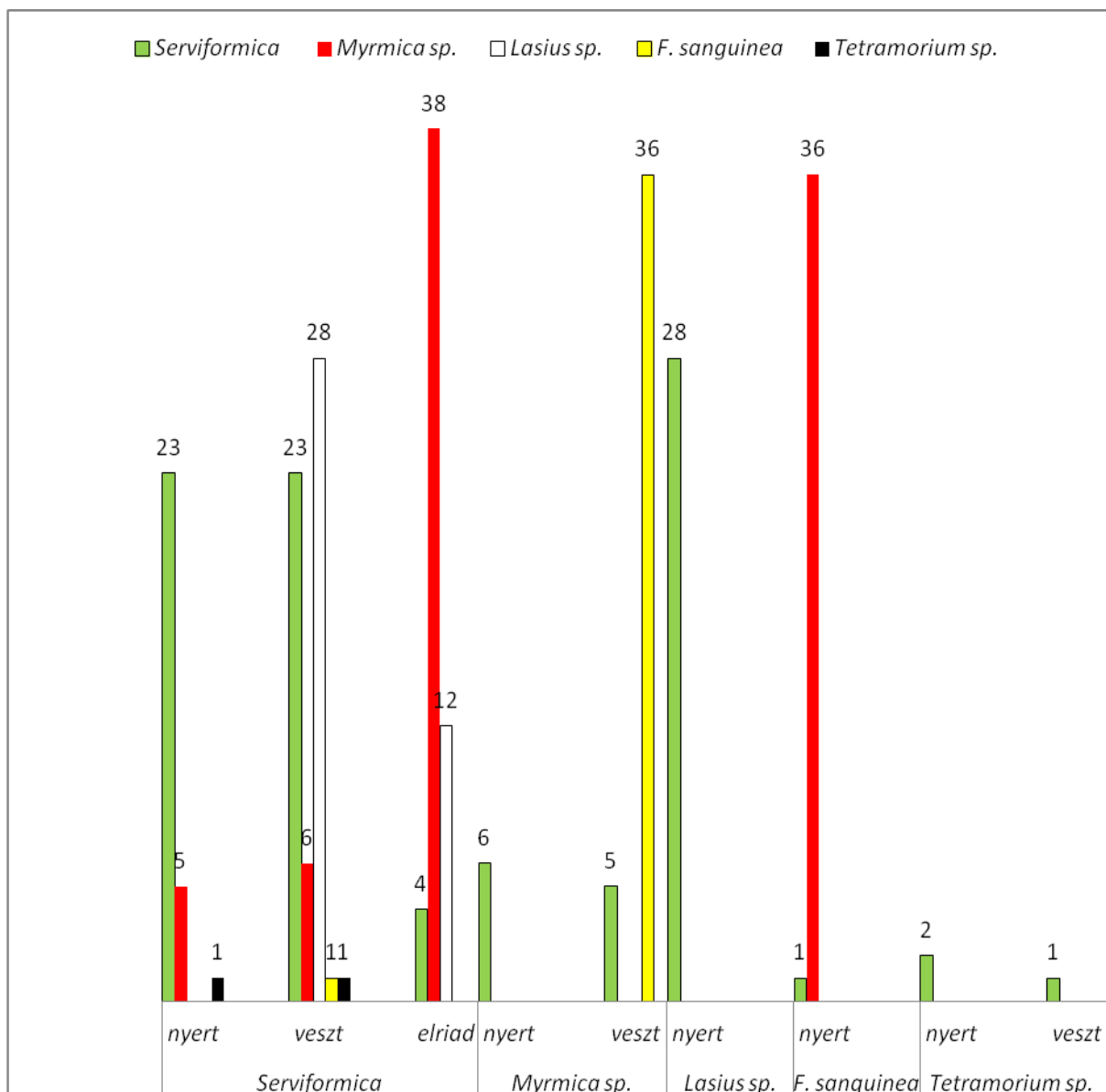
**3.4.8. táblázat** A legközelebbi *Formica exsecta* fészektől való távolság hatása az egyes hangyafajok dolgozóinak eloszlására, Poisson eloszlású GLMM, random hatások beágyazásával

		N	z
csalétek nélkül	<i>Foex</i>	936	-1.752
	<i>Servif</i>	576	1.458
	<i>Myr</i>	936	0,127
	<i>Tetra</i>	828	0,9118
csalétkes	<i>Foex</i>	1602	<b>-2.898*</b>
	<i>Servif</i>	1602	1.214
	<i>Myr</i>	1494	-0.200
	<i>Tetra</i>	792	-0,783
	<i>Lasi</i>	1162	<b>-23.11***</b>

\*p <0,05, \*\*p <0,005, \*\*\*p <0,0005

**3.4.9. táblázat** A különböző idegen fajok egymásra gyakorolt hatása csalétek nélkül, Poisson eloszlású GLMM random hatások beágyazásával

	N	z
<i>Myr</i> → <i>Servif</i>	1602	1.091
<i>Servif</i> → <i>Myr</i>	1495	0.539
<i>Servif</i> → <i>Tetra</i>	1132	0.385
<i>Myr</i> → <i>Tetra</i>	1132	0.593



**3.4.7. ábra** Az idegen fajok egymás közti konfliktusai, jelmagyarázat: nyert – nyertes interakció, veszt – vesztes interakció, elriad – elriadási reakció

#### *Az idegen fajok egymásközti viszonya*

A szuperkolóniák területén megjelenő idegen fajok dolgozói között számos negatív interakciót észleltünk (3.4.6. ábra). A legtöbb konfliktusa a *Serviformica* fajok egyedeinek volt (3.4.6. ábra). Nagyon jellemző volt erre a fajcsoportra az ellenfél pusztája jelenléte által kiváltott elriadás. A jelen levő fajok közül többnyire mindegyikkel szemben alul maradtak (3.4.6. ábra). A szintén gyakran észlelt *Myrmica* fajcsoport képviselői kevés konfliktusban vettek részt (3.4.6. ábra).

A Poisson eloszlású GLMM-el csatlétek nélkül nem találtunk egyik faj dolgozószámának tulajdonítható valamilyen egyéb idegen faj dolgozóinak eloszlására

gyakorolt szignifikáns hatást (3.4.9. táblázat). Csalétek jelenlétében azonban a legtöbb faj dolgozóinak a száma szignifikánsan negatívan hatott más idegen fajok eloszlására (3.4.10. táblázat). Azon észlelt idegen fajok esetén, amelyek nem szerepelnek a táblázatban nem volt az elemzés elvégzéséhez elegendő adat.

**3.4.10. táblázat** A különböző idegen fajok egymásra gyakorolt hatása csalétek jelenlétében, Poisson eloszlású GLMM random hatások beágyazásával

	<b>N</b>	<b>z</b>
<i>Myr</i> → <i>Servif</i>	1602	<b>-12.270 ***</b>
<i>Tetra</i> → <i>Servif</i>	1602	<b>-3.318**</b>
<i>Lasi</i> → <i>Servif</i>	1602	<b>-4.349***</b>
<i>Servif</i> → <i>Myr</i>	1495	<b>-13.481***</b>
<i>Lasi</i> → <i>Myr</i>	1495	<b>-5.554***</b>
<i>Tetra</i> → <i>Myr</i>	1495	<b>-2.084*</b>
<i>Servif</i> → <i>Tetra</i>	792	<b>-7.41***</b>
<i>Myr</i> → <i>Tetra</i>	792	<b>-11.62***</b>
<i>Lasi</i> → <i>Tetra</i>	792	-0.05
<i>Servif</i> → <i>Lasi</i>	1161	<b>-5.130***</b>
<i>Myr</i> → <i>Lasi</i>	1161	<b>-2.409*</b>
<i>Tetra</i> → <i>Lasi</i>	1161	0.000

\*p < 0,05, \*\*p < 0,005, \*\*\*p < 0,0005

## 4. Diszkusszió

### 4.1. Az agresszivitási szint változásai a *Formica pratensis* és *Formica exsecta* hangyafajoknál

A Hója erdei tisztáson élő *Formica pratensis* populáció fészkei valószínűleg egy közös polidómuszos rendszerhez tartoznak. Mivel azonban távolabbi fészkek közt kisebb mértékű lehet a kapcsolat, a távolabbi fészkekben élő fajtársak között nagyobb, a kutikuláris szénhidrát profilt érintő különbségek lehetnek, így ezek között nagyobb arányban fordulnak elő negatív interakciók is. Az a tény, hogy a jelenséget csak tavasszal tudtuk kimutatni, szintén ezt támasztja alá: a téli hibernáció alatt az egyedek közti keveredés megszűnik ezért tavasszal a különböző fészkek hangyái közt erősödnek a fészkek-specifikus szag különbségei. Hasonló következtetésre jutottak Katzerke és munkatársai (2006) is egy németországi *Formica exsecta* fészkek komplexumban végzett vizsgálatuk során. Mabelis (1979) az izoláció agresszivitásnövelő hatását kísérleti úton is bizonyította: ugyan azon kolóniából származó elkülönített és különböző táplálékkal etetett két *Formica polyctena* dolgozó csoport között megemelkedett agresszivitási szintet tapasztalt. Dahbi és munkatársai (1998) kémiai módszerekkel CHC-profilt érintő különbségeket mutattak ki két, ugyanak a fészkeknek a szétválasztásából származó, mesterséges hibernációt imitáló körülmények közt, laboratóriumban tartott *Cataglyphis iberica* fészkek vizsgálatakor. Habár a mi vizsgálatunk közvetlen kémiai bizonyítékokkal nem rendelkezik, de a Dahbi és munkatársai (1998) által publikált munka alapján feltételezhetjük, hogy lehetnek az elszigeteltség következtében kialakult CHC-profilt érintő különbségek más hangyafajok, így az *Formica pratensis* esetében is.

A sokfészkes kolónia kialakulásának a kulcsa a Hója erdei tisztáson a királynők terjedési lehetőségeinek a korlátozottsága lehet, ugyanis a szuperkolónia élőhelyeül szolgáló tisztásnak a közvetlen közelében nincs más, a faj megtelepedésre alkalmas nyílt terület (2.2.5. ábra). A fiatal királynők ilyen esetekben nagyobb eséllyel választják a helyben maradást, mint egy másik szabad élőhely keresését (Keller 1995 in Debout és mtsai. 2007). Az így kialakuló poligínia rokon fajok esetén, mint például a *Formica polyctena* sokszor együtt jár a sokfészkes kolóniák kialakulásával is: fészkebimbózással minden királynő külön fészkekbe kerül, csökkentve így a köztük levő konfliktus kialakulásának esélyét (Rosengren és Pamilo 1983, Debout és mtsai. 2007).

A Kolozsvári Szénafüveken élő *Formica pratensis* populáció általunk vizsgált kolóniai kétség-kívül mind monodómuszos jellegűek voltak a vizsgálatok elvégzésekor. Sajnos a fészekpusztulást megelőző időszakról nincsenek agresszivitás tesztheink, de az akkori nagyobb fészekszám valószínűsítheti kisebb-nagyobb többfészkes kolóniák korábbi jelenlétét is a területen. Hasonló mono- és polidómuszos kolóniák alkotják a Beye és munkatársai (1998) valamint Pirk és munkatársai (2001) által Svédországban vizsgált *Formica pratensis* populációt is. Mindkét svédországi vizsgálat igazolta a 'kedves ellenség' jelenség meglétét (*dear enemy phenomenon*), amikor is a közeli szomszédok a területvédelem folyamán felmerülő költségek csökkentése érdekében inkább elkerülik az egymással való konfliktust. Ilyenkor az agresszió mértéke nő a tesztelt fészkek közti távolság növekedésével. A Kolozsvári Szénafüveken ezzel szemben a közeli szomszédok voltak sokkal agresszívbak egymással, mint a nagyobb távolságra elhelyezkedő fészkek dolgozói. A vizsgálat után is folytatódó fészkek kihalást előidéző, eddig ismeretlen tényezők miatt megnövekedhetett kompetíciós nyomás és a populációnk kizárólag monodómuszos fészkekből álló szerkezete egyaránt magyarázat lehet a kapott különbségekre. Hasonló viselkedést az *Iridomirmex purpureus* (van Wilgenburg és mtsai. 2007) és a *Pristomyrmex pungens* (Sanada-Morimura és mtsai. 2003), *Formica cinerea* (Markó, nem közölt adat) hangyafajoknál, de a *Nasutitermes corniger* termeszfajnál (Dunn és Messier 1999) is leírtak. Ebben az esetben, a háttérben a Sanada-Morimura (2003) által leírt találkozás indukált agresszió (*encounter induced hostility*) állhat, amikor is a közelebbi szomszédok a konfliktusok során megjegyzi az „ellenséges” hangya fészekszagát és ha az egyed újra találkozik ezzel a fészekszaggal, akkor agresszívbak fog reagálni, mint amikor a fajtárs számára ismeretlen.

A Vaslábi láp melletti kaszálókon vizsgált *Formica exsecta* szuperkolóniáknál alacsony volt az agresszivitási szint, még az egymástól távolabb fekvő területek hangyái is meglehetősen toleránsak voltak egymással. A jelenség nem ismeretlen a *Formica exsecta* -nál (Katznerke és mtsai 2006) és egyéb rokonfajoknál sem: Chapuisat és mtsai. (2004) *Formica paralugubris* sokfészkes kolóniáinál írtak le hasonlókat. Az elfogadóbb magatartást jól magyarázza a Martinnal és munkatársaival való kollaborálás során végzett CHC-profil hasonlóság (Martin és mtsai. 2012) és az ezzel együtt járó, Brown és munkatársai (2003) által is felvetett pontatlanabb fészektárs felismerő képesség.

Az alacsony agresszivitási szint ellenére mégis észlelhetők a *Formica exsecta* szuperkolóniák dolgozóinak agresszivitási szintjében érzékelhető különbségek. Ahogy számos más hangyafajnál (Ichinose 1991, Thurin és Aron 2007) köztük territoriális *Formica*



fajoknál (Mabelis 1979, 1984) az általunk vizsgált sokfészkes rendszerekben élő *Formica exsecta* egyedei is agresszívak voltak egymással tavasszal, mint nyáron. *Formica exsecta* dolgozók az agresszivitást érintő szezonális variabilitását Katzerke és munkatársai (2006) is tapasztalták. Az ottani tesztpopuláció egyedeinél csak tavasszal állapítottak meg fészektárs felismerő képességet, nyáron és ősszel a fészken belüli agresszivitási szint nem különbözött a fészkek között tapasztalttól. A magyarázat az ő esetükben a fészkek közti egyedkeveredés téli hibernáció miatti megszűnése és ezáltal a fészekszag különbségek felerősödése volt. A vaslábi *Formica exsecta* populációnknál kevésbé valószínű, hogy erről van szó, mivel szezonális agresszivitásbeli különbséget csak a távoli fészkek komplexumok (I. és III.) között végzett teszteknel tudtunk kimutatni. A két szuperkolónia dolgozói közti keveredést a két terület között húzódó patak és a két kolónia közti nagyobb távolság a többi évszakban is kizárja. A szuperkolónián belül tavasszal tapasztalható gyengébb kölcsönös etetésre való hajlam, más fajok hasonló viselkedése mellett (Wallis 1962, Mabelis 1979, 1984) arra enged következtetni, hogy nálunk az ok a források tavaszi korlátozottságával egybeeső megnövekedett táplálékigényben keresendő vissza. Tavasszal távolságfüggő különbségeket is találtunk: az egymástól távolabb fekvő szuperkolóniák hangyái agresszívak voltak egymással, mint a szomszédosak. Ha figyelembe vesszük a szomszédos II és III. fészkek komplexum közti 200 méter távolságot, eredményeinkből arra lehet következtetni, hogy ez a két szuperkolónia közös eredetű is lehet és a köztük fennálló kapcsolat (párazás, fiatal királynők befogadása, esetleg dolgozó csere) is intenzívebb.

A *Formica pratensis* és *Formica exsecta* itt feltárt viselkedésbeli sajátosságait részben minden valószínűség szerint jól meg lehet magyarázni a CHC-profil érintő változásokkal. Ezért a jövőre nézve egy tovább lépési lehetőség az agresszivitási szint és a kutikuláris szénhidrát profil változásainak párhuzamos vizsgálata lehet.

#### 4.2. Territoriális *Formica* fajok hatása a hangyaközösségre

A csalétkes és csalétek nélküli megfigyelésekkel elsősorban a célfajaink és a többi jelen levő hangyafaj közti és a megjelenő idegen fajok közti kapcsolatot akartuk feltárni.

Ahogy azt a szakirodalom alapján vártuk (Savolainen és Vepsäläinen 1988, Savolainen és mtsai. 1989), mindkét *Formica pratensis* populáció erősen dominálta a hangyaközösséget. Habár az egyedszámukra mindkét területen szignifikánsan negatív hatást gyakorolt a legközelebbi fészektől való távolság (3.3.8. táblázat, 3.3.9. táblázat), a Hója erdőben és a Szénafüveken is a kolóniák táplálkozástérületét nagyon jól le tudták fedni: nagyon kevés kivétellel mindkét vizsgálat típus idején minden csalétek nélküli megfigyelőponton és csalétken megjelentek, a kihelyezett táplálékforrások jó részét sikeresen monopolizálták. Sem csalétken sem annak hiányában más territoriális, agresszív fajt nem észleltünk. A többi, megjelenő faj sem volt igazán sikeres.

A Hója erdőben az egyetlen viszonylag konstansan előforduló faj a szubmisszív *Formica cunicularia* volt. A Kolozsvári Szénafüvek monodómuszos kolóniai körül ugyan több faj dolgozót is észleltük, de itt is kevés helyen és néhány kivételtől eltekintve csak kis egyedszámban. Ezen a vizsgálati területen is a *Serviformica* fajok bizonyultak a legsikeresebbnek. Eredményeink alátámasztják Savolainen és munkatársai (1989) vöröshangya fajok (*Formica rufa* csoport) által uralt tajgai élőhelyeken végzett kutatásait: talajscapdázások segítségével megállapították, hogy az ilyen területeken általában egy vöröshangyafaj dominál, a területen belül sem a többi vöröshangyafaj sem más területtartó hangyafaj nem tud megtelepedni és a nem agresszív fajok is csak csökkent egyedszámban fordulnak elő.

A *Formica exsecta* szuperkolóniák ellenben nem volt képes hatékonyan igénybe venni a területeit és olyan egyértelműen dominálni a területükön élő hangyaközösséget, habár a szakirodalom ezt a fajt szintén agresszív, territoriális fajként tartja számon (Pisarski 1982b, d, Savolainen és Vepsäläinen 1988). A kis szuperkolóniákban valamint a nagy szuperkolónia széli, kis fészeksűrűségű részén, úgy a csalétek nélküli mind a csalétkes vizsgálatok során több idegen faj egyedeit is láttuk, sokszor a *Formica exsecta* fészkekhez közel. Ezek nagy része ugyan a kompetíciós rangsorban az *Formica exsecta* alá van besorolva, de egy alkalommal a szintén agresszív területtartónak számító *Formica sanguinea* is megjelent és sikerrel elfoglalt egy csalétket. Terepbejárások alkalmával a nagy szuperkolónia kisebb fészeksűrűségű részein több *Formica pratensis* fészket is láttunk. Territoriális fajra nem

jellemző módon az idegen fajok nagy részének egyedszáma szignifikánsan negatív hatást gyakorolt a kereső egyedeinek az eloszlására. A *Formica exsecta* a területein is sikeresnek bizonyultak a *Serviformica* fajok, de itt már *Myrmica* dolgozókat is sokszor észleltünk. Két szuperkolónia területén a nyári csalizásokkor, jóval sikeresebbnek bizonyultak az idegen fajok: több forrást fedeztek fel és többet is tudtak monopolizálni, mint a *Formica exsecta*, holott az minden olyan csalétekről elzavarta a betolakodókat, amelyet felfedezett. Az egyik magyarázat lehet a *Formica exsecta* nem túl jó diszperziós képessége: a 2 – 3 méternél messzebbi megfigyelőpontokon nem vagy csak alig jelent meg, az egyedszámukra mindkét vizsgálat típusnál negatív hatást gyakorolt a fészektől való távolság (3.4.7 táblázat). Valószínűnek tartom, hogy ezeken a helyszíneken egyszerűen nem elég nagy dolgozók abundanciája ahhoz, hogy elég hatékonyan ki tudják használni a fészekomplexum teljes területét.

A legnagyobb szuperkolónia központi, nagy fészeksűrűségű részein azonban már teljesen más a helyzet: itt minden megfigyelőpontra, kevés kivétellel minden forráson nagy egyedszámban figyeltünk meg *Formica exsecta* dolgozókat. Bár a csalétek nélküli vizsgálatok során több megfigyelőpontra más fajok jelenléte is bebizonyosodott, a csaléteken csak elvétve jelentek ezek dolgozói. A sok, egymáshoz közel fekvő, nagy fészek itt már biztosíthatta a terület teljes uralásához szükséges dolgozószámot. *Lasius neglectus* szuperkolóniáknál Tartally (2000) tapasztalta, hogy a szuperkolóniák központi részein szignifikánsan magasabb a dolgozók abundanciája, mint a széli területeken, ezért az idegen fajok ezeken a széli területeken tudnak megtelepedni.

A két agresszív, territoriális faj által uralt területeken a megjelenő többi faj eltérő módon viszonyult egymáshoz. A *Formica pratensis* Kolozsvári Szénafüvek-i populációjának kolóniai körül inkább békés együttélést, vagy inkább kölcsönös meg nem támadási viszonyt figyelhettünk meg. Az itt megjelenő fajok között egyáltalán nem észleltünk konfliktust, a GLMM-es elemzések azt mutatták ki, hogy a csalétek nélkül végzett megfigyelésekkor néhány esetben egyes fajok egyedszáma pozitívan hatott más fajok dolgozóinak eloszlására (3.3.10. táblázat) és csalétek jelenlétében sem találtunk negatív hatást (3.3.11. táblázat). Ezzel szemben a *Formica exsecta* területein az idegen fajok dolgozói közt számos agresszív interakciót figyelhettünk meg csalétek jelenlétében és ugyanekkor minden idegen faj egyedszáma negatívan hatott több más faj egyedeinek eloszlására is (3.4.5. táblázat).

Jól körvonalazódó taktikát, amelynek segítségével az erősebb faj által uralt területen képesek voltak megmaradni a *Serviformica* és a *Myrmica* fajokon tudtunk megfigyelni. Más

idegen faj vagy fajcsoport nem jelent meg annyi alkalommal, hogy ki lehessen elemezni a domináns faj jelenlétéhez való alkalmazkodás mibenlétét.

A *Myrmica* fajok egyedszáma amennyiben nem állt fent zavaró tényező, a felfedezett forrásokon gyorsan megnőtt. A többi nem területtartó, idegen fajjal nem kezdeményeztek konfliktusokat, de a jelenlétük miatt többnyire nem kényszerültek a csalétkék elhagyására sem. Azonban ahogy az erősebb faj dolgozói megjelentek a csalétkéken, akár a már monopolizált csalétkékről is gyorsan és végérvényesen eltűntek. Mindkét vizsgált faj fészekomplexumának területén jellemző volt, hogy csalétek nélkül több megfigyelőponton is megjelentek, de csalétket mégsem tudták kihasználni. Hasonló, domináns fajt elkerülő magatartást *Myrmica* fajoknál többen is jeleztek (Vepsäläinen és Savolainen 1990, Kiss és Markó 2003, Markó 2005). A magyarázat a több hangya fajon is leírt (Reznikova 1983 in Savolainen és Vepsäläinen 1988, Savolainen és Vepsäläinen 1988, 1989, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Savolainen 1991, Cerdá és mtsai. 1998, Albrecht és Gotelli 2001, Markó és Czechowski 2004), ilyen helyzetben a fajok együttélését biztosító niche differenciálódás lehet: a territoriális agresszív faj jelenlétében kénytelenek áttérni azoknak a forrásoknak a használatára, amelyeket a domináns faj nem vesz igénybe.

A *Serviformica* dolgozók sehol nem jelentek meg túl nagy egyedszámmal, de a legtöbb megtalált forráson akkor is ott maradtak, ha a territoriális faj már felfedezte azt. Ilyenkor a többszöri agresszív elzavarási kísérlet ellenére is pár dolgozó mindig jelen volt a táplálékforráson. Az agresszív interakciókat a kompetítorral, de a többi fajjal szemben is próbálták kikerülni, így ha idegen fajt észleltek inkább kitértek az útjából. *Serviformica* fajokkal kapcsolatban többen is jelezték, hogy sikeresen képesek alkalmazkodni a domináns territoriális *Formica* fajok területén uralkodó viszonyokhoz (Savolainen 1990, 1991, Markó 2006). Sikereségük valószínűleg több tényezőtől is függ. Kétség kívül az egyik fő ok szintén a plasztikus táplálkozási stratégiájukban is rejlik. Azonban a több szerző által említett rabszolga tartó *Formica sanguinea* fajjal szembeni védő hatás (Czechowski és Vepsäläinen 2001, Markó és mtsai. 2006, Vänäänen és 2010) szintén nem lehet kizárni.

## 5. Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom témavezetőmnek dr. Gallé Lászlónak az egész eddigi pályám folyamán nyújtott támogatásért, sok hasznos ötletért, tanácsért és nem utolsósorban azért a szeretetért, amellyel ismeretségünk kezdete óta viszonyult hozzám. Szintén köszönet illeti dr. Markó Bálintot, aki elindított engem a hangyász pályán, mindig mindenben támogatott, nélküle nem tartanék ott, ahol vagyok. Ki szeretném emelni szerzőtársamat Kóbori Otília Tímeát, aki pontosan, megbízhatóan végig velem dolgozott terepen és az adatok feldolgozása során is nagyon sokat segített. Köszönettel tartozom Czekes Zsoltnak, Maák Istvánnak, és Sántha Ágnesnek, akik önzetlen segítségükkel nagyon megkönnyítették a dolgozat befejezését. Szintén köszönet illeti a terepen nyújtott segítségért Boros Istvánt, Sipos Botondot, Godza Blankát, Kocsis Beátát, Erdei (Pál) Anitát, Méhi Orsolyát és Németh Csabát. Köszönöm a SZTE Ökológiai Tanszék akkori és mostani vezetőjének, az összes jelenlegi és volt munkatársainak, hogy a három éves képzés alatt mindent megtettek, hogy otthon érezzem magam és biztosították a szakmai fejlődésemhez szükséges háttérrel. Köszönöm a Sapientia EMTE Kertész-mérnöki Tanszékén dolgozó kollégáimnak, hogy tehermentesítettek és támogattak a dolgozat megírásának periódusában.

A Vaslábi láp mellett végzett kutatásaim időtartama alatt az Apáthy István Egyesület kutatóháza biztosított szállást. Doktori ösztöndíjamat a Magyar Oktatási Minisztérium Határontúli Magyarok Főosztálya biztosította.

Köszönöm az egész családomnak a sok szeretetet, támogatást és türelmet, amit nyújtottak és nyújtanak nekem folyamatosan. Külön köszönet illeti a szüleimet, akik soha, semmilyen áldozatot nem sajnáltak, ha a jövőmről volt szó.

## 6. Irodalomjegyzék

- Abbott K. L., Greaves S. N. J., Ritchie P. A., Lester P. J. (2007): Behaviourally and genetically distinct populations of an invasive ant provide insight into invasion history and impacts on a tropical ant community. *Biological Invasions* 9: 453-463.
- Adler F. R., LeBrun E. G., Feener D. H. Jr. (2007): Maintaining Diversity in an Ant Community: Modeling, Extending, and Testing the Dominance-Discovery Trade-Off. *The American Naturalist*, 169(3): 323-333.
- Akino T., Yamamura K., Wakamura S., Yamaoka R. (2004): Direct behavioral evidence for hydrocarbons as nestmate recognition cues in *Formica japonica* (Hymenoptera: Formicidae). *Applied Entomology and Zoology* 39 (3): 381-387.
- Albrecht M., Gotelli N. J. (2001): Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia* 126: 134-141.
- Andersen A.N. (1992): Regulation of ‘momentary’ diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. *American Naturalist* 140:401-420.
- Azcárate F. M., Peco B. (2003): Spatial patterns of seed predation by harvester ants (*Messor* Forel) in Mediterranean grassland and scrubland. *Insectes Sociaux* 50: 120-126.
- Bestelmeyer, B. T. (2000): The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. *Journal of Animal Ecology* 69: 998-1009.
- Beye M., Neumann P., Moritz R. F. A. (1997): Nestmate recognition and the genetic gestalt in the mound-building ant *Formica polycтена*. *Insectes Sociaux* 44: 49 – 58.
- Beye M., Neumann P., Chapuisat M., Pamilo P., Moritz R. F. A. (1998): Nestmate recognition and the genetic relatedness of nests in the ant *Formica pratensis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 43: 67-72.
- Billen J. (2006): Signal variety and communication in social insects. *Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting* 17: 9-25.
- Billen J., Morgan D. E. (1998): Pheromone Communication in Social Insects: Sources and Secretions. – in Vander Meer R. K., Breed M. D., Espelie K. E., Winston M. L. (szerk.): *Pheromone Communication in Social Insects*, Westview Press, Boulder, pp: 3-33.
- Bliss P., Katzerke A. Neumann P. (2006): The Role of Molehills and Grasses for Filial Nest Founding in the Wood Ant *Formica exsecta* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 47 (3): 903-913.

- Boulay R., Cerdá X., Simon T., Roldan M., Hefetz A. (2007): Intraspecific competition in the ant *Camponotus cruentatus*: should we expect the ‘dear enemy’ effect? *Animal Behaviour* 74 (4): 985-993.
- Bourke A. F. G., Franks N. R. (1995): *Social Evolution in Ants*. Princeton University Press, USA.
- Bos N., d’Ettorre P. (2012): Recognition of social identity in ants. *Frontiers in Psychology* 3, Article number: 10.3389/fpsyg.2012.00083.
- Brandt M., van Wilgenburg E., Sulc R., Shea K. J., Tsutsui N. D. (2009): The scent of supercolonies: the discovery, synthesis and behavioural verification of ant colony recognition cues, *BMC Biology* 7:71.
- Brandstaetter A. S., Endler A., Kleineidam C. J. (2008): Nestmate recognition in ants is possible without tactile interaction. *Naturwissenschaften* 95:601–608.
- Breed M. D. (1998): Recognition pheromones of the honey bee. *BioScience* 48(6): 463 – 470.
- Brown W. D., Liautard C., Keller L. (2003): Sex-ratio dependent execution of queens in polygynous colonies of the ant *Formica exsecta*. *Oecologia* 134: 12-17.
- Brüning A. (1991): The effect of a single colony of the red wood ant, *Formica polycetena*, on the spider fauna (Araneae) of a beech forest floor. *Oecologia* 86: 478-483.
- Buczkowski G., Bennet G. (2009): Colony Budding and its Effects on Food Allocation in the Highly Polygynous Ant, *Monomorium pharaonis*. *Ethology* 115: 1091–1099.
- Carpintero S., Reyes-Lopez J. (2008): The role of competitive dominance in the invasive ability of the Argentine ant (*Linepithema humile*) *Biological Invasions* 10(1): 25-35.
- Carpintero S., Reyes-Lopez J., Arias de Reyna L. (2005): Impact of Argentine ants (*Linepithema humile*) on an arboreal ant community in Donana National Park, Spain. *Biodiversity and Conservation* 14: 151–163.
- Cerdá X., Angulo E., Caut S., Courchamp F. (2010): Ant community structure on a small Pacific island: only one native species living with the invaders. *Biological Invasions* 14(2): 323-339.
- Cerdá X., Retana J., Cros S. (1997): Thermal disruption of transitive hierarchies in Mediterranean ant communities. *Journal of Animal Ecology* 66: 363-374.
- Cerdá X., Retana J., Manzaneda A. (1998): The role of competition by dominants and temperature in the foraging of subordinate species in Mediterranean ant communities. *Oecologia* 117: 404-412.
- Chaline N., Sandoz J. C., Martin S. J., Ratnieks F. L. W., Jones G. R. (2005): Learning and Discrimination of Individual Cuticular Hydrocarbons by Honeybees (*Apis mellifera*). *Chemical Senses* 30: 327-335.

- Chapuisat M., Bernasconi, C., Hoehn, S., Reuter, M. (2004): Nestmate recognition in the unicolonial ant *Formica paralugubris*. *Behavioral Ecology* 16(1): 15-19.
- Collingwood C. A. (1979): The Formicidae of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomologica Scandinavica* 8., Klampenborg.
- Cristea V., Groza Ghe., Goia I. (1998): La réserve botanique “Fânațele Clujului” (Departement de Cluj, Roumanie), La riserva naturale di Torricchio 10, Università Degli Studi di Camerino.
- Crozier R. H., Pamilo P. (1996): Evolution of social insect colonies: sex allocation and kin selection, Oxford University Press, USA.
- Csata E., Markó B., Erős K., Gál Cs., Szász-Len A., Czekes Zs. (2012): Outstations as stable meeting points for workers from different nests in a polydomous nest system of *Formica exsecta* Nyl. (Hymenoptera: Formicidae). *Polish Journal of Ecology* 60 (1): 177-186.
- Csősz S., Markó B., Gallé L. (2011): The myrmecofauna (Hymenoptera: Formicidae) of Hungary: an updated checklist. *North-Western Journal of Zoology* 7., Article No.: 111104.
- Csősz S., Markó B., Gallé L. (2001): Ants (Hymenoptera: Formicidae) of Stana Valley (Romania): Evaluation of the Effectiveness of a Myrmecological Survey. *Entomologica Romanica* 6: 121-126.
- Csűrös I. (1973): Az erdélyi mezőség élővilágáról. Tudományos Könyvkiadó, Bukarest.
- Cummings D. L. D., Gamboa G. J., Harding B. J. (1999): Lateral Vibrations by Social Wasps Signal Larvae to Withhold Salivary Secretions (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera: Vespidae). *Journal of Insect Behavior* 12 (4): 465 – 473.
- Czechowski, W., Pisarski, B. (1988): Inter- and intraspecific competitive relations in *Camponotus ligniperdus* (Latr.) (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici*, 41: 355–381.
- Czechowski W., Radchenko A., Czechowska W. (2002): The ants (Hymenoptera: Formicidae) of Poland. Museum and Institute of Zoology PAS, Warszawa.
- Czechowski W., Markó B. (2005): Competition between *Formica cinerea* MAYR (Hymenoptera: Formicidae) and co-occurring species, with special reference to *Formica rufa* L.: direct and indirect interferences. *Polish Journal of Ecology* 53(4): 467-487.
- Czechowski W., Markó B. (2006): Uncomfortable protection: *Formica polycтена* Först. shelters *Formica fusca* L. from *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). *Annales Zoologici (Warsawa)* 56(3): 539-548.
- Czechowski W., Radchenko A. (2007): Do dependent foundresses of *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera: Formicidae) need a 'Pass' to be adopted by a host colony. *Annales Zoologici (Warsawa)* 57(2): 319-324.



- Czechowski, W., K. Vepsäläinen (2001): *Formica rufa* L. protects indirectly *F. fusca* L. against raids of *F. sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici* 51: 267-273.
- Dahbi A., Lenoir A. (1998): Nest separation and the dynamics of the Gestalt odor in the polydomous ant *Cataglyphis iberica* (Hymenoptera, Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42: 349-355.
- Dani F. R., Jones G. J., Corsi S., Beard R., Pradella D., Turillazzi S. (2005): Nestmate Recognition Cues in the Honey Bee: Differential Importance of Cuticular Alkanes and Alkenes. *Chemical Senses*, 30: 477-489.
- Davidson D. W. (1998): Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology* 23(4): 484-490.
- Debout G., Schatz B., Elias M., Mckey D. (2007): Polydomy in ants: what we know, what we think we know, and what remains to be done. *Biological Journal of the Linnean Society* 90: 319-348.
- d'Ettorre P., Lenoir A. (2010): Nestmate Recognition – in Lacht L., Parr C. L., Abott K. L. (szerk.): *Ant Ecology*, Oxford University Press, New York, pp: 194-209.
- Dimarco R. D., Farji-Brener A. G., Premoli A. C. (2010): Dear enemy phenomenon in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis*: behavioral and genetic evidence. *Behavioral Ecology* 21 (2): 304-310.
- Dobrzanska J. (1973): Ethological studies on polycalic colonies of the ants *Formica exsecta* Nyl. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 33: 597-622.
- Drescher J., Blüthgen N., Feldhaar H. (2007): Population structure and intraspecific aggression in the invasive ant species *Anoplolepis gracipes* in Malaysian Borneo. *Molecular Ecology* 16: 1435-1465.
- Elias M., Rainer Rosengren R., Sundström L. (2005): Seasonal polydomy and uniclonality in a polygynous population of the red wood ant *Formica truncorum*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57: 339–349.
- Erős K., Markó B., Gál Cs., Czeker Zs., Csata E. (2009): Sharing versus monopolizing: distribution of aphid sources among nests within a *Formica exsecta* Nylander (Hymenoptera: Formicidae) supercolony. *Israel Journal of Entomology* 39: 105-127.
- Erős K., Csata E., Gál Cs., Czeker Zs., Szász-Len A., Szöke Zs., Maák I., Markó B. (2011): Hangyalevéltető-gazdanövény kapcsolatok egy egyedi szuperkoloniális rendszerben a vaslábi Fenékláp határában – in Markó B., Sárkány Kiss E. (szerk.): *A Gyergyói medence: egy mozaikos táj természeti értékei*, Kolozsvári Egyetemi Kiadó, Kolozsvár, pp: 131-148.

- Fellers J. H. (1987): Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology* 68: 1466-1478.
- Feener D. H. Jr., Orr M. R., Wackford K. M., Longo J. M., Benson W. W., Gilbert L. E (2007): Geographic variation in resource dominance - discovery in Brazilian ant communities. *Ecology* 89: 1824-1836.
- Fielder A. M. (1901): A study of an ant. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia USA*. 53 (3): 521-544.
- Fielder A. M. (1904): The power of recognition among ants. *Biological Bulletin* 7(5): 227-250.
- Fielder A. M. (1905): The progressive odor of ants. *Biological Bulletin* 10(1): 1-16.
- Filipaş, L (2007): Flora şi vegetaţia Municipiului Cluj-Napoca. Doktori értekezés Babeş-Bolyai Tudomány Egyetem, Biológia és Geológia Kar.
- Florane C. B., Bland J. M., Husseneder C. (2004): Diet-mediated inter-colonial aggression in the Formosan subterranean termite *Coptotermes formosanus*. *Journal of Chemical Ecology* 30 (12): 2559-2574.
- Flores-Prado L., Aguilera-Olivares D., Niemeyer H. M. (2008): Nest-mate recognition in *Manuelia postica* (Apidae: Xylocopinae): an eusocial trait is present in a solitary bee. *Proceedings of the Royal Society B*. 275: 285-291.
- Foitzik S., Strum H., Pusch K., d'Ettorre P., Heinze J. (2007): Nestmate recognition and intraspecific chemical and genetic variation in *Temnothorax* ants. *Animal Behaviour* 73: 999-1007.
- Gallé L. (1975): Factors stabilizing the ant populations (Hymenoptera: Formicidae) in the grass associations of the Tisza basin. *Tiscia* 10: 61-66.
- Gallé L. (1991): Structure and succession of ant assemblages in a north European sand dune area. *Holarctic Ecology* 14: 31 – 37.
- Gallé L. (2000): A kompetíció mint közösségformáló mechanizmus: esettanulmányok hangyákon. – in Virágh K., Kun A. (szerk.): *Vegetáció és dinamizmus*, MTA ÖBKI, Vácrátót.
- Gallé L., Gallé R., Markó B., Mikó I., Sárkány Kiss A. (2000): Habitat correlates of ground invertebrate assemblages in a flood plain landscape complex. – in Gallé L., Körmöczy L. (szerk.): *Ecology of river valleys*, Tiscia monograph series, Department of Ecology, University of Szeged, pp: 23 – 30.
- Gallé L., Körmöczy L., Hornung E., Kerekes J. (1998): Structure of ant assemblages in a Middle-European successional sand-dune area. *Tiscia* 31: 19 – 28.
- Gamboa G. J., Reeve H. K., Pfenning D. W. (1986): The evolution and ontogeny of nestmate recognition in social wasps. *Annual Review of Entomology* 31: 431-454.

- Gamboa G. J. (2004): Kin recognition in eusocial wasps, *Annales Zoologici Fennici*, 41: 789-808.
- Gibb, H. (2005): The effect of a dominant ant, *Iridomyrmex purpureus*, on resource use by ant assemblages depends on microhabitat and resource type. *Austral Ecology* 30: 856–867.
- Gibb H., Parr C. L. (2010): How does habitat complexity affect ant foraging success? A test using functional measures on three continents. *Oecologia* 164(4): 1061-1073.
- Gill K. P., van Wilgenburg E., Taylor P., Elgar M. (2012): Collective retention and transmission of chemical signals in a social insect. *Naturwissenschaften*, DOI 10.1007/s00114-012-0891-7.
- Grover C. D., Kay, A. D., Monson, J. A., Marsh, T. C., Holway, D. A. (2007): Linking nutrition and behavioural dominance: carbohydrate scarcity limits aggression and activity in Argentine ants. *Proceedings of the Royal Society B*. 274: 2951-2957.
- Gordon D. M. (1989): Ants distinguish between neighbours from strangers. *Oecologia* 81: 198-200.
- Gordon D. M. (2010): *Ant encounters Interaction Networks and Colony Behavior*. Princeton University Press, USA.
- Goropashnaya A. V., Fedorov V. B., Seifert B., Pamilo P. (2007): Phylogeography and population structure in the ant *Formica exsecta* (Hymenoptera, Formicidae) across Eurasia as reflected by mitochondrial DNA variation and microsatellites. *Annales Zoologici Fennici* 44: 462-474.
- Hawes C., Stewart A. J. A., Evans H. F. (2002): The impact of wood ants (*Formica rufa*) on the distribution and abundance of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in a Scots pine plantation. *Oecologia* 131: 612-619.
- Hefetz A. (2007): The evolution of hydrocarbon pheromone parsimony in ants (Hymenoptera: Formicidae) – interplay of colony odor uniformity and odor idiosyncrasy. A review. *Myrmecological News* 10: 59-68.
- Heinze J., Foitzik S., Hippert A., Hölldobler B. (1996): Apparent dear-enemy phenomenon and environment-based recognition cues in the ant *Leptothorax nylanderi*. *Ethology* 102 (3): 510-522.
- Higashi S. (1976): Nest Proliferation by Budding and Nest Growth Pattern in *Formica* (*Formica*) *yessensis* in Ishikari Shore. *Journal of The Faculty of Science Hokkaido University Series VI. Zoology*, 20(3): 359-389.
- Hirosawa H., Higashi S., Mohamed M. (2000): Food habits of *Aenictus* army ants and their effects on the ant community in a rain forest of Borneo. *Insectes Sociaux* 47(1): 42-49.
- Holway D. (1999): Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive argentine ant. *Ecology*, 80: 238-251.

- Holzer B., Chapuisat M., Kremer N., Finet C., Keller L. (2006): Unicoloniality, recognition and genetic differentiation in a native *Formica* ant. *Journal of evolutionary biology* 19: 2031-2039.
- Holzer B., Keller L., Chapuisat M. (2009): Genetic clusters and sex-biased gene flow in a unicolonial *Formica* ant. *BMC Evolutionary Biology* 9: 69.
- Howard R. W., Blomquist G. J. (2005): Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annual Review of Entomology* 50: 371-393.
- Hölldobler, B., Wilson, E. O. (1990): *The Ants*, Harvard University, Cambridge, 1990.
- Ichinose K. (1991): Seasonal variation in nestmate recognition in *Paratrechina flavipes* (Smith) worker ants (Hymenoptera: Formicidae). *Animal Behaviour* 41: 1-6.
- Jeanne R. L. (2009): Vibrational signals in Social Wasps: A Role in Caste Determination? – in Gadau J., Fewell J., Wilson E. O. (szerk.): *Organization of insect societies: from genome to sociocomplexity*. Harvard University Press, pp: 243-265.
- Jordan R., Blüthgen N. (2007): No evidence for a dominance-discovery trade-off among *Formica pratensis* colonies (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 10: 7-10.
- Kaib M., Eisermann B., Schoeters E., Billen J., Franke S., Francke W. (2000): Task-related variation of postpharyngeal and cuticular hydrocarbon compositions in the ant *Myrmica eumenoides*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural and Behavioral Physiology* 186(10): 939-948.
- Kaib M., Jmasly P., Wilfert L., Durka W., Franke S., Francke W., Leuthold R. H., Brandl R. (2004): Cuticular hydrocarbons and aggression in the termite *Macrotermes subhyalinus*. *Journal of Chemical Ecology* 30(2): 365-385
- Katzerke A., Neumann P., Pirk C.W., Bliss P., Moritz R. F. (2006): Seasonal nestmate recognition in the ant *Formica exsecta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 143-150.
- Kiss K., Kóbori O. (2010): *Formica pratensis* supercolony in the Hoia Forest (Cluj Napoca, Romania). *Acta Scientiarum Transylvanica – Biologia* 18: 66-76.
- Kiss K., Kóbori O.T. (2011): Low intraspecific aggression among polydomous colonies of *Formica exsecta* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologica Romanica* 16: 27-32.
- Kiss K., Markó B. (2003): Az intra- és interspecifikus kapcsolatok plaszticitása a *Myrmica rubra* (L., 1758) és *Myrmica ruginodis* (Nyl. 1846) hangyafajoknál (Hymenoptera: Formicidae). *Múzeumi Füzetek* 12: 131-148.
- Kümmerli R., Keller L. (2007): Contrasting population genetic structure for workers and queens in the putatively unicolonial ant *Formica exsecta*. *Molecular Ecology* 16: 4493-4503.

- Kutter H. (1977): Hymenoptera – Formicidae. Fauna Insecta Helvetica 6. Zürich.
- Lahav S., Soroker V., Hefetz A. (1999): Direct Behavioral Evidence for Hydrocarbons as Ant Recognition Discriminators. *Naturwissenschaften* 86: 246-249.
- Langen T. A., F. Tripet, P. Nonacs (2000): The red and the black: habituation and the dear-enemy phenomenon in two desert *Pheidole* ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48: 285-292.
- Lászlóffy Zs. (1998): Adatok a Kolozsvári Szénafüvek nagylepkéiről. *Collegium Biologicum* 2: 53-61.
- László Z. (2001): The parasitic complex of *Diplolepis rosae* (LINNAEUS, 1758) (Hymenoptera, Cynipidae): influencing factors and interspecific relationships. *Entomologica Romanica* 6: 133-140.
- László Z. (2002): Contributions to the study of chalcidoids (Hymenoptera: Chalcidoidea) from the surroundings of Cluj-Napoca. *Buletin informativ al Societății Lepidopterologice Române* 13(1-4): 119-124.
- Le Breton J., Delabie J. H. C., Chazeau J., Dejean A., Jourdan H. (2004): Experimental evidence of large-scale unicoloniality in the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Roger). *Journal of Insect Behavior* 17: 263-271.
- LeBrun E. G. (2005): Who is the top dog in ant communities? Resources, parasitoids, and multiple competitive hierarchies. *Oecologia* 142: 643-652.
- LeBrun E. G., Feener D.H., Jr. (2007): When trade-offs interact: balance of terror enforces dominance discovery trade-off in a local ant assemblage. *Journal of Animal Ecology* (76): 58-64.
- Leonhardt S. D., Brandstaetter A. S., Kleineidam C. J. (2007): Reformation process of the neuronal template for nestmate-recognition cues in the carpenter ant *Camponotus floridanus*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural and Behavioral Physiology*: 193(9): 993-1000.
- Leponce M., Roisin Y., Pasteels J. M. (1996): Interactions in a community of arboreal nesting termites (Isoptera: Termitidae). *Journal of Insect Behavior* 9: 799-817.
- Lessard J. P., Dunn R. R.; Sanders N. J. (2009): Temperature-mediated coexistence in temperate forest ant communities. *Insectes Sociaux* 56: 149-156.
- Liang D., Silverman J. (2000): “You are what you eat”: Diet modifies cuticular hydrocarbons and nestmate recognition in the Argentine ant, *Linepithema humile*. *Naturwissenschaften* 87: 412-416.

- Liautard K., Keller L. (2001): Restricted effective queen dispersal at a microgeographic scale in polygynous populations of the ant *Formica exsecta*. *Evolution* 55(12): 2484-2492.
- Lorenzi M. C., Sledge M. F., Laiolo P., Sturlini E., Turillazzi S. (2004): Cuticular hydrocarbon dynamics in young adult *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae) and the role of linear hydrocarbons in nestmate recognition systems. *Journal of Insect Physiology* 51(10): 935-941.
- Mabelis A. A. (1978): Wood Ant Wars the Relationship Between Aggression and Predation in the Red Wood Ant (*Formica polycтена* Först). *Netherlands Journal of Zoology* 29: 451-620.
- Mabelis A. A. (1984): Aggression in wood ants (*Formica polycтена* Foerst., Hymenoptera, Formicidae). *Aggressive Behavior* 10: 47-53.
- Margóczy K., Drăgulescu C., Macalik K. (2000): Vegetation description of representative habitat complexes along the Maros (Mureş) river in the upper Section (Vasláb / Voşlobeni). – in Gallé L., Körmöczy L. (szerk.): *Ecology of river valleys*, Tiscia monograph series, Department of Ecology, University of Szeged, pp: 23-30.
- Markó B. (2005): Nem territoriális hangyafajok (Hymenoptera: Formicidae) táplálkozási stratégiájának plasztikus jellege. Doktori értekezés, Szegedi Tudomány Egyetem, Szeged.
- Markó B., Csősz S. (2001): Nine new ant species in the Romanian fauna (Hymenoptera: Formicidae): morphology, biology and distribution. *Entomologica Romanica* 6: 127-132.
- Markó B., Czechowski W. (2004): *Lasius psammophilus* Seiffert and *Formica cinerea* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) on sand dunes: conflicts and coexistence. *Annales Zoologici (Warszawa)* 52 (4): 365-378.
- Markó B., Czechowski W. (2012): Space use, foraging succes and competitive relationships in *Formica cinerea* (Hymenoptera: Formicidae) on sand dunes in southern Finland. *Ecology and Evolution* 24(2): 149-164.
- Markó, B., Czekes Zs., Erős K., Csata E., Szász-Len A. (2012): The largest polydomous system of *Formica* ants (Hymenoptera: Formicidae) in Europe discovered thus far in Romania. *North-Western Journal of Zoology* 8(2): on-first, Article Number.: 121125.
- Markó B., Kiss K. (2002): Searching for food in the *Myrmica rubra* (L.) (Hymenoptera: formicidae-how to optimize? – in Tomescu N., Pop V. (szerk.): *Volum Omagial Vasile Radu*, Kolozsvári Egyetemi Kiadó, Kolozsvár, pp. 157-167.
- Markó B., Sipos B., Csősz S., Kiss K., Boros I., Gallé L. (2006): A comprehensive list of the ants of Romania (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecologische Nachrichten* 9: 65-76.

- Marosi B. A., Kiss A., Péterffy L. I. (2006): Preliminary studies on the structure of diatom communities in the ponds of the Nature Reserve Fânațele Clujului (Transylvania, Romania). *Contribuții Botanice*, 41(1):55-61.
- Martin M. M., MacConell J. G. (1970): The alkanes of the ant *Atta colombica*. *Tetrahedron* 26:307-319.
- Martin S. J., Vitikainen E., Helantera H., Drijfhout F. (2008a): Chemical basis of nest-mate discrimination in the ant *Formica exsecta*. *Proceedings of the Royal Society B*. 275: 1271-1278.
- Martin S. J., Helantera H., Drijfhout F. (2008b): Evolution of species-specific cuticular hydrocarbon patterns in *Formica* ants. *Biological Journal of the Linnean Society* 95: 131-140.
- Martin S. J., Drijfhout F. P. (2009a): Nestmate and Task Cues are Influenced and Encoded Differently within Ant Cuticular Hydrocarbon Profiles. *Journal of Chemical Ecology* 35(3): 368-374.
- Martin S. J., Drijfhout F. P. (2009b): A Review of Ant Cuticular Hydrocarbons. *Journal of Chemical Ecology* 35(10): 1151-116.
- Martin S. J., Helantera H., Kiss K., Lee Y. R., Drijfhout F. P. (2009): Polygyny reduces rather than increases nestmate discrimination cue diversity in *Formica exsecta* ants. *Insectes Sociaux* 56: 375-383.
- Martin S. J., Vitikainen E., Drijfhout F. P., Jackson D. (2012): Conspecific Ant Aggression is Correlated with Chemical Distance, but not with Genetic or Spatial Distance, Behavior Genetics 42(2): 323-331.
- Mátis A., Kolcsár L. P., Ruprecht E. (2011): A vaslábi láp flórája és vegetációja. – in Markó B., Sárkány Kiss E. (szerk.): A Gyergyói medence: egy mozaikos táj természeti értékei, Kolozsvári Egyetemi Kiadó, Kolozsvár, pp: 37-54.
- Moldovan F., Fodorean I. (2002): Caracterizare climatică. – in Cristea V., Baciú C. Gafta D. (szerk.): Municipiul Cluj Napoca și zona periurbană – Studii ambientale, Accent Kiadó, Kolozsvár, pp: 49-66.
- Moli L. F., Mori A. (1990): Laboratory experiments on environmental sources of nestmate and non-nestmate discrimination in three species of *Formica* ants (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 97: 147-169.
- Monnin T. (2006): Chemical recognition of reproductive status in social insects. *Annales Zoologici Fennici* 43: 515-530.

- Moore D., Liebig J. (2010): Mixed messages: fertility signaling interferes with nestmate recognition in the monogynous ant *Camponotus floridanus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64(6): 1011-1018.
- Morrison L. W. (1999): Indirect effects of phorid fly parasitoids on the mechanisms of interspecific competition among ants. *Oecologia* 121:113-122.
- Morrison L. W. (2000): Mechanisms of interspecific competition among an invasive and two native fire ants. *Oikos* 90: 238-252.
- Nagy Cs., Tartally A., Vilisics F., Merkl O., Szita É., Szél Gy., Podlussány A., Rédei D., Csósz S., Pozsgai G., Orosz A., Szövényi G., Markó V. (2009): Effects of the invasive garden ant, *Lasius neglectus* VAN LOON, BOOMSMA & ANDRÁS-FALVY, 1990 (Hymenoptera: Formicidae), on arthropod assemblages: pattern analyses in the type supercolony. *Myrmecological News* 12: 171-181.
- Nehring V., Evison S. E. F., Santorelli L. A., d'Ettorre P., Huges W. O. H. (2011): Kin-informative recognition cues in ants. *Proceedings of the Royal Society B*. 278: 1942-1948.
- Német E., Szász-Len A., Markó B. (2011): Adatok a vaslábi védett Fenékláp és Szenéte (Gyergyói – medence, Hargita megye) környékének hangyafaunájához. – in Markó B., Sárkány Kiss A. (szerk.): A Gyergyói medence: egy mozaikos táj természeti értékei, Kolozsvári Egyetemi Kiadó, Kolozsvár, pp: 119-130.
- Newey P., Robson S. K. A., Crozier R. H. (2010): Weaver ants *Oecophylla smaragdina* encounter nasty neighbours rather than dear enemies. *Ecology*, 91(8): 2366-2372.
- Odling-Smee J., Laland K. N., Feldman M. W. (2003): Niche construction. The neglected process in evolution. Princeton University Press, USA.
- Ozaki M., Wada-Katsumata A., Fujikawa K., Iwasaki M., Yokohari F., Satoji Y., Nisimura T., Yamaoka R. (2005): Ant nestmate and nonnestmate discrimination by a chemosensory sensillum. *Science* 309: 311-314.
- Palmer T. M. (2003): Spatial habitat heterogeneity influences competition and coexistence in an African acacia ant guild. *Ecology* 84: 2843-2855.
- Palmer T. M. (2004): Wars of attrition: colony size determines competitive outcomes in a guild of African acacia ants. *Animal Behaviour* 68: 993-1004.
- Parr C. L. (2008): Dominant ants can control assemblage species richness in a South African savanna. *Journal of Animal Ecology* 77(6): 1191-1198.
- Parr C. L., Gibb H. (2010): Competition and the Role of Dominant Ants. – in Lacht L., Parr C. L., Abott K. L. (szerk.): *Ant Ecology*, Oxford University Press, New York, pp: 77-96.



- Perfecto I., Vandermeer J. (2011): Discovery dominance tradeoff: the case of *Pheidole subarmata* and *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in neotropical pastures. *Environmental Entomology* 40(5): 999-1006.
- Pirk C., Neumann, P. Moritz, R. Pamilo P. (2001): Intranest relatedness and nestmate recognition in the meadow ant *Formica pratensis* (R.). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49: 366-374.
- Pisarski B. (1982a): Fondation et développement des nouvelles sociétés de *Formica* (*Coptoformica*) *exsecta* Nyl. – in Pisarski B. (szerk): Structure et organisation des sociétés de fourmis de l'espèce *Formica* (*Coptoformica*) *exsecta* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). *Memorabilia Zoologica* 38: 53–65.
- Pisarski B. (1982b): La pression des populations de *Formica* (*Coptoformica*) *exsecta* Nyl. sur le milieu. – in Pisarski B. (szerk): Structure et organisation des sociétés de fourmis de l'espèce *Formica* (*Coptoformica*) *exsecta* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). *Memorabilia Zoologica* 38: 1-281.
- Pisarski B. (1982c): Influence de la structure sociale sur le comportement agressif des ouvriers de *Formica* (*Coptoformica*) *exsecta* Nyl. – in Pisarski B. (szerk): Structure et organisation des sociétés de fourmis de l'espèce *Formica* (*Coptoformica*) *exsecta* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). *Memorabilia Zoologica* 38: 1-281.
- Pisarski B. (1982d): Territoires et territorialism de *Formica* (*Coptoformica*) *exsecta* Nyl. – in Pisarski B. (szerk): Structure et organisation des sociétés de fourmis de l'espèce *Formica* (*Coptoformica*) *exsecta* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). *Memorabilia Zoologica* 38: 1-281.
- Puntila, P., Haila, Y., Niemelä J., Pajunen T. (1994): Ant communities in fragments of old-growth taiga and managed surroundings. *Annales Zoologici Fennici* 31:131-144.
- Puntila, P., Haila, Y., Tukia, H. (1996): Ant communities in taiga clearcuts: habitat effects and species interactions. *Ecography* 19: 16-28.
- Puntila P., Niemela P., Karhu K. (2004): The impact of wood ants (Hymenoptera: Formicidae) on the structure of invertebrate community on mountain birch (*Betula pubescens ssp. czerepanovii*). *Annales Zoologici Fennici* 41: 429-446.
- Rákosy L. Lászlóffy Z. (1997): Fauna de macrolepidoptere de la Fânațele Clujului (Lepidoptera)(Cluj, România). *Buletin informativ al Societății Lepidopterologice Române* 8: 165-186.
- R Development Core Team (2010): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Reznikova Zh. (1999): Ethological mechanisms of population density control in coadaptive complexes of ants. *Russian Journal of Ecology*, 30: 187–192.
- Reznikova Zh., Dorosheva H. (2004): Impacts of red wood ants *Formica polyctena* on the spatial distribution and behavioural patterns of ground beetles (Carabidae). *Pedobiologia* 48(1): 15-21.
- Rice W. R. (1989): Analyzing Tables of Statistical Tests. *Evolution* 43 (1): 223-225.
- Risch S. J., Carroll C. R. (1982): The ecological role of ants in two Mexican agroecosystems. *Oecologia* 55: 114-119.
- Rosengren R., Pamilo P. (1983): The evolution of polygyny and polydomy in mound – building *Formica* ants. *Acta Entomologica Fennica* 42: 65-77.
- Rosset H., Schwander T., Chapuisat M. (2007): Nestmate recognition and levels of aggression are not altered by changes in genetic diversity in a socially polymorphic ant. *Animal Behaviour* 74: 951-956.
- Ross K. G., Shoemaker D. D., Krieger M. J. B., DeHeer C. J., Keller L. (1999): Assessing genetic structure with multiple classes of molecular markers: A case study involving the introduced fire ant *Solenopsis invicta*. *Molecular Biology and Evolution* 16: 525-543.
- Roulston T. H., Buczkowski G., Silverman J. (2003): Nestmate discrimination in ants: effect of bioassay on aggressive behavior. *Insectes Sociaux* 50: 151-159.
- Rowles A. D., O'Dowd J. O. (2007): Interference competition by Argentine ants displaces native ants: implications for biotic resistance to invasion. *Biological Invasions* 9(1): 73-85.
- Röhrig A., Kirchner W. H., Leuthold R. H. (1999): Vibrational alarm communication in the African fungus-growing termite genus *Macrotermes* (Isoptera: Termitidae). *Insectes Sociaux* 46: 71-77.
- Sagata, K., Lester P. J. (2009): Behavioural plasticity associated with propagule size, resources, and the invasion success of the Argentine ant *Linepithema humile*. *Journal of Applied Ecology* 46: 19-27.
- Sanada-Morimura S., Minai M., Yokoyama M., Hirota T., Satoh T., Obara Y. (2003): Encounter-induced hostility to neighbors in the ant *Pristomyrmex pungens*. *Behavioral Ecology* 14(5): 713-718.
- Sanders, N. J., Gordon D. M. (2003): Resource dependent interactions and the organization of desert ant communities. *Ecology* 84:1024–1031.
- Sarty M., Abbott K. L., Lester P. J. (2006): Habitat complexity facilitates coexistence in a tropical ant community. *Oecologia* 149:465–473.

- Savolainen R. (1990): Colony success of the submissive ant *Formica fusca* within territories of the dominant *Formica polycetena*. *Ecological Entomology* 15: 79-85.
- Savolainen R. (1991): Interference by wood ant influences size selection and retrieval rate of prey by *Formica fusca*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28(1): 1-7.
- Savolainen R., Vepsäläinen K. (1988): A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos* 51: 135-155.
- Savolainen R., Vepsäläinen K. (1989): Niche differentiation of ant species within territories of the wood ant *Formica polycetena*, *Oikos* 56: 3 – 16.
- Savolainen R., Vepsäläinen K., Wuorenrinne (1989): Ant assemblages in the taiga biome: testing the role of territorial wood ants. *Oecologia* 81: 481-486.
- Seifert B. (2000): A taxonomic revision of the ant subgenus *Coptoformica* Mueller, 1923 (Hymenoptera, Formicidae). *Zoosystema* 22 (3): 517-568.
- Seppa P., Gyllenstrand N., Corander J., Pamilo P. (2004): Coexistence of the social types: genetic structure in the ant *Formica exsecta*. *Evolution* 58(11): 2462-2471.
- Singer T. L. (1998): Roles of Hydrocarbons in the Recognition Systems of Insects. *American Zoologist* 38(2): 394-405.
- Sorvari J. (2009): Foraging distances and potentiality in forest pest insect control: an example with two candidate ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 12: 211-215
- Sorvari J., Hakkarainen H. (2004): Habitat-related aggressive behaviour between neighbouring colonies of the polydomous wood ant *Formica aquilonia*. *Animal Behaviour* 67: 151-153.
- Sorvari J., Theodora P., Turillazzi S., Hakkarainen H., Sundstrom L. (2008): Food resources, chemical signalling, and nest mate recognition in the ant *Formica aquilonia*. *Behavioral Ecology* 19: 441-447.
- Stuart R. J. (1985): Spontaneous Polydomy in Laboratory Colonies of the Ant *Leptothorax curvispinosus* Mayr (Hymenoptera; Formicidae). *Psyche* 92:7 1-82.
- Stuart R. J. (1987): Individual workers produce colony-specific nestmate recognition cues in the ant, *Leptothorax curvispinosus*. *Animal Behaviour* 35: 1062-69.
- Stuart R. J., Herbers J. M. (2000): Nest mate recognition in ants with complex colonies: within- and between-population variation. *Behavioral Ecology* 11: 676-685.
- Suarez A. V., Holway D. A., Dangsheng L., Tsutsui N. D., Case J. (2002): Spatiotemporal patterns of intraspecific aggression in the invasive Argentine ant. *Animal Behaviour* 64: 697-708.
- Sudd J. H., Sudd M. E. (1985): Seasonal changes in the response of wood-ants (*Formica lugubris*) to sucrose baits. *Ecological Entomology* 10 (1): 89-97.

- Tartally A. (2000): Notes on the coexistence of the supercolonial *Lasius neglectus* Van Loon, Boomsma et Andrásfalvy 1990 (Hymenoptera: Formicidae) with other ant species. *Tiscia* 32, 43-46.
- Tartally A., Rákossy L., Vizauer T. Cs., Goia M., Varga Z. (2008): *Maculinea nausithous* Exploits *Myrmica scabrinodis* in Transylvania: Unusual Host Ant Species of a Myrmecophilous Butterfly in an Isolated Region (Lepidoptera: Lycaenidae; Hymenoptera: Formicidae), *Sociobiology* 51(2): 373-380.
- Tartally A., Varga Z. (2008): Host ant use of *Maculinea teleius* in the Carpathian Basin (Lepidoptera: Lycaenidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 54 (3): 257-268.
- Thomas M. L., Parry L. J., Allan R. A., Elgar M. A. (1999): Geographic affinity, cuticular hydrocarbons and colony recognition in the Australian meat ant *Iridomyrmex purpureus*. *Naturwissenschaften* 86: 87-92.
- Thomas M. L., Payne-Makris C. M., Suarez A. V., Tsutsui N. D., Holway D. A. (2007): Contact between supercolonies elevates aggression in Argentine ants. *Insectes Sociaux*, 54: 225-233.
- Thomas M. L., Becker K., Abbott K., Feldhaar H. (2010): Supercolony mosaics: two different invasions by the yellow crazy ant, *Anoplolepis gracilipes*, on Christmas Island, Indian Ocean. *Biological Invasions* 12: 677-687.
- Thurin, N., Aron, S. (2008): Seasonal nestmate recognition in the polydomous ant *Plagiolepis pygmaea*. *Animal Behaviour* 75: 1023-1030.
- Torres C. W., Brandt M., Tsutsui N. D. (2007): The role of cuticular hydrocarbons as chemical cues for nestmate recognition in the invasive Argentine ant (*Linepithema humile*). *Insectes Sociaux* 54: 363-373.
- Ujvárosi L. (2002): Records of new and insufficiently known species of crane flies (Diptera: Tipulidae) in Romania, *Entomologica Romanica* 7: 51-62.
- Yanoviak S. P., Kaspari M. (2000): Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter. *Oikos* 89: 259-266.
- Vänäänen S., Vepsäläinen K., Savolainen R. (2010): Indirect effects in boreal ant assemblages: territorial wood ants protect potential slaves against enslaving ants. *Annales Zoologici (Warsawa)* 60(1): 57-67.
- Vander Meer R. K., Morel L. (1998): Nestmate recognition in ants. – in Vander Meer R. K., Breed M., Winston M., Espelie K. E. (szerk.): *Pheromone communication in social insects*. Westview Press, Boulder, pp: 79-103.

- Véle A., Holusa J., Frouz J. (2009): Ecological requirements of some ant species of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) in spruce forests. *Journal of Forest Science* 55(1): 32-40.
- Vepsäläinen K., Savolainen R. (1990): The effect of interference by Formicine ants on the foraging of *Myrmica*. *Journal of Animal Ecology* 59: 643-654.
- Vepsäläinen K., Pisarski B. (1982): Assembly of island ant communities. *Annales Zoologici Fennici* 19: 327-335.
- Vepsäläinen, K., Savolainen, R., Tiainen, J., Vilén, J. (2000): Successional changes of ant assemblages after ditching of bogs. *Annales Zoologici Fennici* 37: 135-149.
- Vicol A. (1989): The flora of the „Fînațele Clujului” Reservation. *Universitatea din Cluj Napoca. Contribuții Botanice* 127-132.
- Virant-Doberlet M., Cokl A. (2004): Vibrational communication in insects *Vibrational communication in insects*. *Neotropical Entomology* 33 (2): 121-134.
- Wagner D., Tissot M., Gordon D. M. (2001): Task-related environment alters the cuticular hydrocarbon composition of harvester ants. *Journal of Chemical Ecology*, 27(9): 1805-1819.
- Wallis D. I. (1962): Aggressive behaviour in the ant, *Formica fusca*. *Animal Behaviour* 10(3-4): 267-274.
- Wilgenburg E. V. (2007): The Influence of Relatedness, Neighbourhood and Overall Distance on Colony Mate Recognition in a Polydomous Ant. *Ethology* 113: 1185-1191.
- Wilkinson, E. B. Feener D. H. Jr. (2007): Habitat complexity modifies ant–parasitoid interactions: implications for community dynamics and the role of disturbance. *Oecologia*, 152: 1-151.
- Wilson E. O. (1965): Chemical Communication in the Social Insects, *Science* 149 (3688): 1064-1071.
- Wittman S. E., Sanders N., Ellison A. M., Jules E. S., Ratchford J. S., Gotelli N. J. (2010): Species interactions and thermal constraints on ant community structure. *Oikos* 119(3): 551-559.
- Wyatt, T. D. (2003): Pheromones and animal behaviour: communication by smell and taste. Cambridge University Press, Cambridge.

## Összefoglaló

Egy hangyakolónia számára konkurenciát jelenthetnek a közeli fészkekben élő fajtársak és természetesen a nem fajtárs hangyák kolóniai is. A betolakodók kizárásának érdekében lényeges egy kolónia életében a társak megkülönböztetésének képessége (Singer 1998, Vander Meer és Morel 1998). A fészektársak felismerésének kulcsát a kutikula felszínén található szénhidrogének jelentik (Singer 1998, Lahav és *mtsai.* 1999, Howard és Blomquist 2005, Brandstaetter és *mtsai.* 2008, Bos és d’Ettorre 2012). A kutikuláris szénhidrogén - az angol név után rövidítve CHC-profil részben örökölt sajátosság (Vander Meer és Morel 1998, Gamboa 2004, Dani és *mtsai.* 2005, Sorvari és *mtsai.* 2008, Martin és Drijfhout 2009b), részben a környezeti tényezőktől függ (Mabelis 1979, Heinze és *mtsai.* 1996, Liang és Silvermann 2000, Dani és *mtsai.* 2005, Gordon 2010). Ha egy dolgozó idegen fészekszagú egyeddel találkozik, agresszívan reagál (Vander Meer és Morel 1998, Martin és *mtsai.* 2012). Az ilyenkor kialakuló konfliktusok erősségét több szempontból is tanulmányozták már. Vizsgálták a genetikai távolság (Beye és *mtsai.* 1997, Pirk és *mtsai.* 2001, Holzer és *mtsai.* 2006, Thurin és Aron 2008) vagy a CHC-profil hasonlóság (Foitzik és *mtsai.* 2006, Martin és *mtsai.* 2008a, 2009, 2011) hatását a fajon belüli agresszióra. Szintén több kutató által tanulmányozott téma a földrajzi távolság fajon belüli agresszióra kifejtett hatása. Sok hangyafaj egyedei a területvédelem költségeinek csökkentésének céljából kerülnek a szomszédokkal való összetűzést (Heinze és *mtsai.* 1996, Thomas és *mtsai.* 1999, Langen és *mtsai.* 2000, Dimarco és *mtsai.* 2010). Ennek az ellentétére, amikor a közelebbi szomszédok erősebb agressziót váltanak ki, szintén van példa (Gordon 1989, Sanada-Morimura és *mtsai.* 2003, van Wilgenburg 2007, Gordon 2010).

A többi hangya fajjal fennálló kapcsolat szintén meghatározó a hangyakolónia működésének szempontjából. Hangyaközösségekben háromszintű, a fajok közt megfigyelt hierarchián alapuló rangsort írtak le (Vepsäläinen és Pisarski 1982, Savolainen és Vepsäläinen 1988, Savolainen és Vepsäläinen 1988, 1989, Savolainen és *mtsai.* 1989, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Markó és Czechowski 2004, Czechowski és Markó 2005, Parr és Gibb 2010, Vänäänen és *mtsai.* 2010). Ezek a legalacsonyabb rendűtől kiindulva a következők: (1) a szubmisszív fajok, melyek nem agresszívak, csak a fészket védik, (2). agresszív fajok: nem tartanak fenn territóriumot, de a fészket és a táplálékforrást is védik; (3). territoriális fajok: agresszívan védik a territóriumukat.

A hangyaközösség szerveződésében kulcsfontosságú szerepe van a territoriális fajok populációinak (Vepsäläinen és Pisarski 1982, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Puntilla és mtsai. 1994, Reznikova 1999, Markó 2005, Czechowski és Markó 2006, Vänäänen és mtsai. 2010, Markó és Czechowski 2012) Jelenlétük rendszerint kizárja más hasonló viselkedésű fajok megtelepedését, az általuk uralt területen csak azok a fajok maradhatnak meg, amelyek nem jelentenek konkurenciát (Vepsäläinen és Pisarski 1982, Savolainen és mtsai. 1989, Puntilla és mtsai. 1996, Vänäänen és mtsai. 2010). Ezen fajok tevékenységét is jelentősen gátolhatja, illetve módosíthatja a domináns faj jelenléte (Savolainen és mtsai. 1989, Savolainen 1990, 1991, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Kiss és Markó 2003, Markó 2005, Czechowski és Markó 2006, Markó és Czechowski 2012).

Dolgozatomban agresszív, nagy territóriumot fenntartó hangyafajok különböző földrajzi távolságra elhelyezkedő kolóniákban élő fajtársakhoz fűződő kapcsolatokat valamint az általuk uralt területeken kialakuló hangyaközösségekben fennálló kompetíciós viszonyokat tanulmányoztam.

Vizsgálatunk céljaiként olyan agresszív, nagy territóriumot fenntartó hangyafajokat jelöltünk ki, amelyek képesek polidómuszos kolóniák képzésére. Ezen kritériumoknak megfelelő több Romániában és Magyarországon is előforduló faj közül, a választásunk a *Formica pratensis*-re és a *Formica exsecta*-ra esett.

Kutatásunk kivitelezéséhez olyan területeket kerestünk, ahol a célfajok fészkeinek viszonylag nagy denzitása miatt feltételezni lehetett polidómuszos kolóniák létrejöttét. A terepi vizsgálatokat 2004 augusztusa és 2007 júliusa között végeztük három helyszínen:

(1) Hója Erdő. Kolozsvártól északnyugatra helyezkedik el. Vizsgálatunkat az erdő egy tisztásán végeztük. Az elővizsgálatok során 2004-ben 50 *Formica pratensis* fészket térképeztünk fel. A fészekszám a kutatás ideje alatt 20 alá csökkent.

(2) Kolozsvári Szénafüvek Természetvédelmi Terület. Kolozsvártól 5 kilométerre, északra található. Előzetes vizsgálataink során 2004-ben mintegy száz *Formica pratensis* fészket számoltunk meg, de a fészkek száma 2004 ősze és 2005 tavasza közt drasztikusan lecsökkent.

(3) Fenék-láp menti nedves kaszálók Vasláb község (Hargita megye, Románia) közelében a Gyergyói medencében. A környéken hét elkülönült, *Formica exsecta* által létrehozott fészkek komplexumot azonosítottak (Markó és mtsai. 2012).

A fajon belüli agresszivitási szintet egymástól különböző távolságra elhelyezkedő kolóniák közt végzett agresszivitási tesztek segítségével elemeztük. A Kolozsvári

Szénafüveken a tesztelt fészekpárokat a következő három csoportba osztottuk: első rendű szomszédok, távoli szomszédok ugyanarról a területről valamint különböző vizsgálati területekről származó, nem szomszédos fészkek. A Hója erdei populáció esetében csak az első két csoport volt felállítható, mert a közelben más tesztelhető *Formica pratensis* fészekkomplexumot a vizsgálati periódusban nem találtunk. A Vaslábi láp mentén több fészekkomplexum található, ezért, itt alkalmunk volt az egyes szuperkolóniák közötti konfliktusok erősségének földrajzi távolságtól való függését is vizsgálni. Az agresszivitási teszteket a következő kombinációkban végeztük: fészekkomplexumon belül, szomszédos fészekkomplexumok közt valamint távoli fészekkomplexumok közt. Az agresszivitási tesztek eredményeinek elemzését követően az alábbi megállapításokat tettem:

(1). A Kolozsvári Szénafüvek *Formica pratensis* populációját monodómuszos kolóniák alkotják. A közeli kolóniák dolgozói agresszívakban viszonyultak egymáshoz, mint a távoliak. Ennek az egyik magyarázata az lehet, hogy a közelebbi szomszédok gyakrabban találkoznak és a találkozások alkalmával kialakuló konfliktusok miatt ezekkel a fajtársakkal, mint azokkal, amelyekkel a találkozások valószínűsége kisebb.

(2). A *Formica pratensis* Hója erdei tisztáson vizsgált populációja polidómuszos szerveződésű. A tavaszi vizsgálatok alkalmával a távolabbi fészkek dolgozói agresszívakban viszonyultak egymáshoz, mint a közeli fészkek dolgozói. Ennek az egyik magyarázata a kora tavaszi táplálékhiány mellett a hibernáció miatt hiányzó egyedkeveredés lehet. Nyáron nem tapasztalható távolságfüggő agresszivitásbeli különbség.

(3). A *Formica exsecta* vizsgált kolóniái szintén sokfészkesek. A közeli szuperkolóniák dolgozói toleránsabbnak bizonyultak egymással, mint a távoliak. Tekintettel a két szuperkolónia közötti kis távolságra, a magyarázat lehet a két szuperkolónia közös eredete is, de a köztük esetlegesen fent álló szorosabb, ivaros egyedek, talán dolgozók keveredésében megnyilvánuló kapcsolat is.

A fészekkomplexum területén uralkodó kompetíciós viszonyokat csalétek nélküli arénákon illetve mesterséges táplálékfoltokon figyeltük meg. A megfigyelőpontokat monodómuszos kolóniák esetén a fészkek köré, annak szélétől fél méterenként növekedő távolságra spirál alakban helyeztük el. A polidómuszos kolóniák megfigyelőpontjainak helyét random módon jelöltük ki az egész szuperkolónia területén. Csalétekként sós tonhal és méz keverékét használtuk. Az észleléseket 20 percenként végeztük 3 órán keresztül, egy megfigyelés egy percig tartott. Az észlelés alatt feljegyeztük a megjelenő fajok egyedszámát



és a köztük előforduló esetleges interakciókat. A megfigyelések adatainak feldolgozása során az alábbi következtetéseket vontam le:

(4). A *Formica pratensis* mindkét vizsgált populációja jól lefedte az általuk uralt területet és erősen dominálta a hangyaközösséget. Egyik vizsgálati helyszínen sem észleltünk más domináns fajt a megfigyelésekkor, a megjelenő fajok egyike sem volt sikeres. A Hója erdőben az egyetlen más, viszonylag konstansan megjelenő faj a *Formica cunicularia* volt. Egyik helyszínen sem volt magas az megfigyelő pontonkénti átlagos egyedszám egyik fajnál sem, mindkét helyszínen csak egy – egy csalétket volt képes más faj monopolizálni

(5). A *Formica exsecta* ezzel szemben a kis fészekomplexumok és a nagy fészekomplexum széli, kisebb fészeksűrűségű területeit nem volt képes hatékonyan igénybe venni. Csalétek nélkül sem fordult elő minden megfigyelőpontra és volt olyan területünk ahol egyetlen csalétket sem volt képes monopolizálni. Más fajok azonban a vártnál sikeresebbnek bizonyultak ezekben a szuperkolóniákban. Habár a szakirodalom ezt a fajt is a területtartó fajok között tartja számon (Pisarski 1982b, d, Savolainen és Vepsäläinen 1988), egy csalétket képes volt a szintén territoriális *Formica sanguinea* monopolizálni, a nagy szuperkolónia területén több *Formica pratensis* fészket is találtunk terepbejárások alkalmával. Más, nem territoriális fajokat minden ilyen típusú szuperkolóniában észleltünk, mind csalétek nélkül, mind annak jelenlétében. Volt olyan helyszín, ahol több csalétket voltak képesek sikeresen monopolizálni más hangyafaj egyedei, mint a *Formica exsecta* dolgozók, annak ellenére, hogy azok minden felfedezett csalétekről agresszívan elkergették a többi fajt és minden egyes konfliktusból nyertesén kerültek ki. Ezeken a területeken egyszerűen nem elegendően magas a *Formica exsecta* egyedszám a terület sikeresebb dominálásához.

A nagy szuperkolónia központi, nagy fészeksűrűségű részén minden egyes megfigyelőpontra megjelentek *Formica exsecta* dolgozók mindkét vizsgálati típus idején. Bár a csalétek nélkül végzett vizsgálatok során több megfigyelőpontra más fajok jelenléte is bebizonyosodott, a csaléteken csak elvétve jelentek meg. A szuperkolónia e részén megtalálható sok, nagyméretű fészek már biztosíthatja a kellő dolgozói létszámot a terület monopolizálásához.

(6). A két vizsgált faj territóriumán megjelenő idegen fajokon eltérő viselkedést figyeltünk meg. A *Formica pratensis* Szénafüvek-i kolóniái körül megjelenő egyéb fajok között egyfajta békés együttélést volt jellemző. Negatív interakciót nem láttunk köztük, a GLMM-es elemzések azt mutatták ki, hogy a csalétek nélkül végzett megfigyelésekkor néhány esetben egyes fajok pozitívan hatottak más fajok egyedszámának változására és

negatív hatás a csalétkeken sem volt kimutatható. A *Formica exsecta* fészekkomplexumainak területén ellenben a megjelenő idegen fajok között számos konfliktus alakult ki és szinte minden faj negatívan hatott a többi egyedszám változására csalétek jelenlétében.

## Summary

Ant colonies are exposed to severe competition by conspecific and alien colonies, as a rule. In order to eliminate intruders it is essential to distinguish colonymates and non-colonymates (Singer 1998, Vander Meer and Morel 1998). The clue to nestmate recognition is the cuticular hydrocarbon profile of specimens in many ant species (Singer 1998, Lahav *et al.* 1999, Howard and Blomquist 2005, Brandstaetter *et al.* 2008, Bos and d'Ettorre 2012). The hydrocarbon profile has genetically (Vander Meer and Morel 1998, Gamboa 2004, Dani *et al.* 2005, Sorvari *et al.* 2008, Martin and Drijfhout 2009b) and environmentally determined components (Mabelis 1979, Heinze *et al.* 1996, Liang and Silvermann 2000, Dani *et al.* 2005, Gordon 2010). Aggressive interactions occur when workers detect chemical recognition clues that do not conform to a familiar template (Vander Meer and Morel 1998, Ozaki *et al.* 2005, Martin *et al.* 2011). Genetic relatedness (Beye *et al.* 1997, Pirk *et al.* 2001, Holzer *et al.* 2006, Thurin and Aron 2008) or chemical distance (Foitzik *et al.* 2006, Martin *et al.* 2008a, 2009, 2011) affects the level of aggression in ants. Differences in the level of aggression with the variations of spatial distance are also described. Some ant species avoid the aggression encounters with close neighbours in order to reduce the costs of territoriality (Heinze *et al.* 1996, Thomas *et al.* 1999, Langen *et al.* 2000, Dimarco *et al.* 2010). The opposite phenomenon is also known, that is, the level of aggression is growing with the increasing spatial distance between colonies (Gordon 1989, Sanada-Morimura *et al.* 2003, van Wilgenburg 2007, Gordon 2010).

The interspecific relations influence the functions and success of ant colonies. Ant species are hierarchically arranged on the basis of social organization of their colonies and this hierarchy contains three main competition levels (Vepsäläinen and Pisarski 1982, Savolainen and Vepsäläinen 1988, Savolainen and Vepsäläinen 1988, 1989, Savolainen *et al.* 1989, Vepsäläinen and Savolainen 1990, Markó and Czechowski 2004, Czechowski and Markó 2005, Parr and Gibb 2010, Vänäänen *et al.* 2010). These are: (1) submissive species which protect only their nests, (2) encounter species which defend their nests and food sources too (3) territorial species which defend their whole foraging areas.

Territorial species play a major role in the formation of ant communities (Vepsäläinen and Pisarski 1982, Vepsäläinen and Savolainen 1990, Punttila *et al.* 1994, Reznikova 1999, Markó 2005, Czechowski and Markó 2006, Vänäänen *et al.* 2010, Markó and Czechowski 2012). Their presence usually excludes the appearance of other dominant species (Vepsäläinen and Pisarski 1982, Savolainen *et al.* 1989, Puntilla *et al.* 1996, Vänäänen *et al.*

2010). Submissive species can live together with territorial ants, but their activity is modified or inhibited by dominants (Savolainen *et al.* 1989, Savolainen 1990, 1991, Vepsäläinen and Savolainen 1990, Kiss and Markó 2003, Markó 2005, Czechowski and Markó 2006, Markó and Czechowski 2012).

In the present work, aggressive ant species with large territory were studied. The two selected species were *Formica exsecta* and *Formica pratensis*. The aims of my study were to detect the effect of spatial distance of colonies in the level of between-colony aggression and to study the impact of territorial species on the other members of the ant community living in their territory.

The fieldwork was carried out from 2004 August to 2007 July in three different study sites.

(1) Clearing in Hoia (Hója) Forest (Cluj/Kolozs County, Romania). This site is situated to the West from the city of Cluj-Napoca (Kolozsvár). During the period of the study, more than twenty *Formica pratensis* nests were living here.

(2) Fânațele Clujului (Kolozsvári Szénafüvek ) Nature Reserve is situated in the North of Cluj-Napoca, 5 km away from the city. More than 100 *Formica pratensis* nest were living here, however the number of nests decreased dramatically from autumn 2004 to spring 2005.

(3) Wet meadows near the După Luncă (Fenék) Marsh (Harghita/Hargita County, Romania). The area is situated between Voşlobeni (Vasláb) and Joseni (Gyergyóalfalu) in the southern part of the Giurgeului (Gyergyói) Depression. *Formica exsecta* nest-complexes of different sizes were observed here. (Markó *et al* 2012).

Aggressiveness tests were carried out with ants from colonies situated in various distances in order to detect the effect of spatial distance on the level of aggression. Nests from Fânațele Clujului were categorized into three groups: first neighbours (the distance was less than 20 meters), second neighbours (the distance was more than 30 meters and between the tested colonies there was one or more other colonies) and non-neighbours (at more than 300 meters distance). As no other *Formica pratensis* population was found in the neighbourhood, only the first two categories were set up in the Hoia forest. There are more *Formica exsecta* nest complexes near După Luncă Marsh, it was possible to analyse the relation between the spatial distance on the one side and the conflict intensity of polydomous colonies on the other. Aggressiveness tests were made in this study site within nest complexes, between neighbouring nest complexes and between nest complexes situated far from one another.

The results of the aggressiveness tests show as follows:

(1). The *Formica pratensis* population from Fânațele Clujului is formed by monodomous colonies. The behaviour of workers from adjacent nests was more aggressive than of those from non-adjacent colonies. One reason for this could be the encounter-induced hostility mentioned by Sanada-Morimura *et al* (2003) and van Wilgenburg *et al* (2007). According to this theory, individuals from different territorial social insect colonies of stable habitats can learn the colony odour of non-nestmate conspecifics when they meet one another at food sources. Those colonies situated in the neighbourhood are 'well known' by the workers, and as a result they behave more aggressively with them like with specimens from longer distances.

(2). During our study, the population in the Hoia Forest was a supercolony. The hostility of workers was higher towards conspecifics from second neighbour nests during spring observations. Contrary to this, no aggressive reactions between the individuals were found in summer. One possible reason for this could be the higher energy necessity caused by intensive larva breeding in spring, but the phenomenon might also be explained by the lack of intermixing of individuals during hibernation period.

(3). *Formica exsecta* population is also formed by polydomous colonies. The level of aggression was very low among non-nestmates belonging to the same nest-complex. The level of aggression between individuals from neighbouring supercolonies was lower than between those from distant supercolonies. On the one hand, this could mean that the relation between the neighbouring supercolonies is stronger. On the other hand, it is also possible that our two supercolonies situated close to each other have a common origin and they were both part of one bigger supercolony.

The competitive behaviour of ant species was observed in the absence and in the presence of artificial food source, i.e. baits. The observation plots were put up at different distances from the nests. Tuna fish and honey were used as baits. The individual observations lasted not longer than three hours. During the observations, the individual number of different species and the negative interactions were recorded every 20 minutes for 1 minute.

The results show as follows:

(4). The research areas in the Hoia Forest and Fânațele Clujului were covered and the ant community was highly dominated by *Formica pratensis* workers. This species was present in almost every observation plot and no other ant species were really successful here. No other aggressive territorial ant species was detected in these two study areas.

(5). The *Formica exsecta* foragers could not cover the whole territory in the small supercolonies and at the border side of the large supercolony. It was present in slightly less observation plots than expected, both with and without artificial food source. In the border side of the large supercolony no bait monopolized by *Formica exsecta* was observed. Despite the fact that in the literature *Formica exsecta* is mentioned as a territorial species (Pisarski 1982b, d, Savolainen and Vepsäläinen 1988), *Formica pratensis* nests were found, and the similarly territorial *Formica sanguinea* monopolised the bait in the area dominated by the studied species. Other ant species also became unexpectedly successful. Submissive species were present in almost as many plots and they monopolised more baits in two territories as did the *Formica exsecta*, despite the fact that the latter always reacted aggressively to intruders and won all aggressive interactions. It might well be that the forager number of these supercolonies is too low to equally dominate the whole territory.

The situation was completely different in the centre of the large supercolony. *Formica exsecta* was observed in all observation plots and only a very low number of other species appeared in a few plots. It is likely that the forager number is enough to allow the absolute dominance upon the territory.

(7). Species appearing in the areas dominated by the two territorial species showed a different behaviour.

Those species that appeared on the territories dominated by the *Formica pratensis* at Fânațele Clujului showed some kind of 'peaceful living together', thanks to the impact of the dominant species' strong superiority. The results of the General Linear Mixed Model analysis show that, in the absence of baits, the forager number of different appearing species had a negative influence upon the distribution of other species in only one case, whereas the forager number of some species had a positive influence upon the distribution of other species. In the presence of baits the forager number of different appearing species did not influence the distribution of other species. In Hoia forest, only *Formica cunicularia* was permanently present in the observation points, other species were only occasionally detected.

Intensive competition was found between the species that appeared on the area dominated by *Formica exsecta*: the General Linear Mixed Model shows that, in the presence of baits, the distribution of all detected species was negatively affected by the forager number of almost all other species.